Physiologie und Akustik der Vogelstimme

(Grundlagen zu einer Phonetik der Vogelstimme)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der

Philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Werner Rüppell

aus Kirchlinteln

Tag der mündlichen Prüfung: 6. Juli 1933

Tag der Promotion: 12. Juli 1933

Berlin 1933

Druck von Otto Dornblüth Nachf., Bernburg

Diss. Berlin
1933.

Physiologie und Akustik der Vogelstimme

(Grundlagen zu einer Phonetik der Vogelstimme)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der

Philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Werner Rüppell
aus Kirchlinteln

Tag der mündlichen Prüfung: 6. Juli 1933
Tag der Promotion: 12. Juli 1933

Berlin 1933
Druck von Otto Dornblüth Nachf., Bernburg

* 29553

Referenten: Prof. Dr. R. Hesse
Prof. Dr. C. Zimmer

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus: Journal für Ornithologie Bd. 81, 1933.

Physiologie und Akustik der Vogelstimme.

(Grundlagen zu einer Phonetik der Vogelstimme.)

Von **Werner Rüppell.**

Inhaltsübersicht.

Seite

A. Einleitung 434
B. Aufgabe 435
C. Methodik 437
D. Begriffsbestimmung 438
E. Physiologie und Akustik der Vogelstimme. (Genetische Phonetik der Vogelstimme.)
I. Die Klangerzeugung.
1. Die Syrinx als klangerzeugender Apparat 441
a) Morphologische Grundlage (Normalform: *Larus argentatus*) . . . 441
b) Physiologie der Klangerzeugung 446
c) Akustik der syringealen Membranen 453
2. Morphologische Differenzierung des normalen Syrinxtyps 460
a) Entwicklung äußerer Membranae tympaniformes: *Larus* — *Grus* — *Anser* — *Gallus* — *Cygnus cygnus* (Syrinx bronchotrachealis) . . 460
b) Verlagerung der schwingenden Membranen: Syrinx trachealis (Tracheophone *Passeres* u. a.) — Syrinx bronchialis (*Steatornis*) — Syrinx bronchopulmonalis (*Podiceps*) 468
c) Syringeale Knochenblasen und Labyrinthe der *Anseres* 476
3. Laryngeale Schallerzeugung 478
II. Die Klangformung.
(Das Stimmorgan der Vögel als gekoppeltes Schwingungssystem).
1. Einleitung 479
2. Elementare Grundlagen schwingungsfähiger Systeme 481
3. Akustik der Zungenpfeifen 483
a) Schwingende Zunge und Ansatzrohr 483
b) Das Windrohr 486
4. Das Stimmorgan der Vögel 489
a) Die Syrinx als doppelter Klangapparat 489
b) Trachea und Bronchien als Eigensysteme 495
aa) Dämpfung der Trachea 496
bb) Länge der Trachea 497
cc) Extensive Trachealängen 500
dd) Weite der Trachea 512
ee) Abdeckelung des Trachealrohres durch den Larynx 513

ff) Anormale Querschnittsänderungen 515
gg) Die Bronchien 523
c) Der Rachenmundraum als Resonator 525
d) Besondere Resonanzräume:
Luftsäcke — Schlundröhre — Trachealsäcke 528
F. Methodische Anleitung für eine gennemische Phonetik der Vogelstimme . 532
G. Zusammenfassung 537
H. Literaturverzeichnis 539

A. Einleitung.

Obwohl die große Mehrzahl aller Veröffentlichungen über das Stimmorgan der Vögel sich auf reine morphologische und systematische Bearbeitungen beschränkt, hat doch der Formenreichtum im Bau des Vogelstimmorgans und die Mannigfaltigkeit der Vogellaute selbst schon frühzeitig auch zu Versuchen geführt, den morphologischen Befund zu den Klangäußerungen der Vögel in Beziehung zu setzen. Von zahlreichen Einzelangaben im Schrifttum abgesehen sind an umfassenderen Arbeiten, die eine derartige funktionelle Betrachtungsweise angestrebt haben, vor allem die folgender Autoren zu nennen: Herissaut 1753 (*26*), Cuvier 1805 (*11*), Savart 1826 (*49*, *50*), Joh. Müller 1837 (*32*), Deditius 1902 (*13*), Réthi 1908 (*46*), Myers 1917 (*36*), Maynard 1928 (*31*) und Stresemann 1931 (*57*). Auf die Ergebnisse dieser Bearbeiter komme ich im Laufe meiner Arbeit zum Teil noch ausführlich zurück. In morphologisch-systematischer Hinsicht bringen Wunderlich 1884 (*71*), Beddard 1898 (*2*), Pycraft 1910 (*45*) und Teresa 1930 (*60*) reichhaltiges Material.

Der hier vorliegenden Arbeit lag ursprünglich der Gedanke zugrunde, besonders auffallende Ausbildungsformen im Stimmorgan mancher Vögel im einzelnen akustisch zu untersuchen, also festzustellen, welchen Einfluß sie auf den akustischen (und damit auch empfindungsmäßigen) Charakter der Lautklänge der betreffenden Vögel ausübten. Mein Interesse richtete sich darum zunächst auf die nicht seltenen Fälle ungewöhnlicher Längen- und Weitenverhältnisse im Bau von Trachea und Bronchien vieler Vögel, ferner auf besondere Resonanzräume, wie sie bei einigen Hühnervögeln u. a. bekannt geworden sind und schließlich auf die zahlreichen verschieden gestalteten Syrinxformen.

Ueber die klangliche Auswirkung dieser einzelnen Ausbildungsformen im Vogelstimmorgan sind zwar im zoologischen Schrifttum bereits viele Auffassungen vertreten, aber fast ausnahmslos fehlt allen

derartigen Angaben ein eigentlicher Beweis. Man kannte die Vogellaute und folgerte aus deren Klanggepräge eine akustische Auswirkung irgendwie auffälliger Bildungen des Stimmorgans, jedoch ohne engere Beziehungen zur Akustik selbst. Dieser Mangel ist begründet, denn die hier zu behandelnden Fragen erfordern über Morphologie und Physiologie des Vogelstimmorgans hinaus auch eine eingehende Berücksichtigung physikalischer Tatsachen. Von Seiten der Zoologie ist aber der Akustik kaum ein besonderes Interesse entgegengebracht worden. Der Grund dafür liegt vor allem darin, daß akustische Fragen, soweit sie die Zoologie berühren, zumeist so speziell sind, daß sie jeweils auch einer besonderen Bearbeitung als physikalische Aufgabe bedürfen. Insbesondere stellt das Stimmorgan der Vögel einen akustischen Apparat von ungemein hoher Kompliziertheit dar. Dem Physiker jedoch liegen diese Fragen heute zumeist so fern, daß ihre Bearbeitung von dieser Seite aus in neuerer Zeit ganz unterblieben ist. Allein in Anwendung auf die menschliche Stimme sind Untersuchungen vorgenommen worden, die sich jedoch nur zu einem sehr geringen Teil auf die Verhältnisse beim Vogel übertragen lassen.

B. Aufgabe.

Für ein Verständnis der Funktion des Vogelstimmorgans ist aber die Akustik eine unumgängliche Grundlage. Es ergab sich daher zunächst für mich die Aufgabe, an Hand der physikalischen Literatur die Ergebnisse der Akustik mit dem Klangphänomen der Vogelstimme in Zusammenhang zu bringen. Dabei zeigte sich, daß für Einzeluntersuchungen in der Art, wie ich sie mir als Aufgabe gestellt hatte, jede Grundlage fehlt, und zwar nicht nur in Beziehung auf die Akustik, die ja so spezielle Fragen, wie sie im Problem der Vogelstimme auftauchen, kaum berührt haben kann; auch hinsichtlich Morphologie und Physiologie fehlt die Basis für eine funktionelle Bearbeitung aller Einzelfragen.

Diese breitere Grundlage zu schaffen ist meine Aufgabe; damit soll diese Arbeit zugleich zeigen, in welchem methodischen Rahmen das Problem bearbeitet werden kann.

Gegenüber dem ursprünglichen engeren Fragenbereich stellen sich mir heute die folgenden, viel allgemeineren Gesichtspunkte als Thema dieser Arbeit heraus: zunächst die Klangerzeugung beim Vogel. Wie kommt im Stimmorgan des Vogels ein Klang zustande? Sodann die Klangformung. Welchen abändernden Einflüssen ist der in der

Schallquelle entstehende Klang ausgesetzt? Welche morphologischen und physiologischen Bedingungen liegen in beiden Erscheinungen vor und wie wirken sich diese akustisch aus? Schließlich die Behandlung der vom Vogel hervorgebrachten Lautklänge selbst. Mit welchen Methoden sind sie zu bearbeiten? Wie sind sie akustisch charakterisiert und welche Rückschlüsse läßt ihr akustisches Bild auf ihre Entstehung zu?

Es wird sich zeigen, wieweit diese Fragen einer Beantwortung zugänglich sind und insbesondere auch, wieweit die bis heute im Schrifttum vorliegenden Auffassungen haltbar sind. Zahlreiche einzelne Fragen, sowohl in morphologischer und physiologischer wie in akustischer Richtung, bleiben offen. Diese Lücken auszufüllen kann nur Aufgabe eingehender spezieller Bearbeitungen sein.

Die Anregung zu dieser Arbeit erhielt ich durch Herrn Prof. Dr. E. Stresemann, dem ich auch für dauernde Förderung und Unterstützung sehr zu danken habe. Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle auch allen anderen meinen Dank auszusprechen, deren freundliche Mithilfe mir die Durchführung meiner Untersuchungen möglich gemacht hat. Insbesondere danke ich Herrn Prof. Dr. C. Zimmer, dem Direktor des Zoologischen Museums der Universität Berlin, für die Erlaubnis zur Benutzung eines Arbeitsplatzes. Besonderen Dank schulde ich auch Herrn Dr. E. Zwirner, dem Leiter der Phonetischen Abteilung des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Hirnforschung in Berlin-Buch, der mir seine phonographischen Aufnahmeapparaturen zur Verfügung stellte und meine Arbeit mit wertvollen Ratschlägen unterstützte; ebenso Herrn Dr. O. Heinroth, dem Direktor des Berliner Aquariums, dessen reichhaltige Luftröhrensammlung ich wiederholt einsehen durfte; ferner Herrn Dr. W. Berg, Assistent am Physikalischen Institut der Universität Berlin, der mir mit manchem Hinweis in physikalischen Fragen half. Herr Studiendirektor A. Schneider, Oranienburg, übernahm freundlicherweise eine histologische Spezialuntersuchung, ebenso Herr Diplomingenieur Freyer, Berlin-Siemensstadt eine phonetische Klanganalyse. Sehr dankbar bin ich auch allen denen, die mir in entgegenkommendster Weise Material für meine Untersuchungen verschafften: Herrn Dr. L. Heck, Direktor des Zoologischen Gartens, Berlin, Herrn Prof. Dr. Wundsch, Direktor der Preuß. Landesanstalt für Binnenfischerei in Berlin-Friedrichshagen, Herrn Dr. Frhr. von Vietinghoff-Riesch, Leiter der Vogelschutzstation Neschwitz des Landesverbandes Sächsischer Heimatschutz, Herrn Dr. E. Schüz, Kustos der Vogelwarte Rossitten und Herrn Prof. Dr. R. Drost, Leiter der Vogelwarte Helgoland. Herr Prof. Dr. W. Nöller,

Direktor des Instituts für Parasitenkunde der Tierärztlichen Hochschule Berlin, gestattete mir freundlichst die Benutzung eines Gefrierschranks; ebenso stellte mir die Fa. Karl Strahlendorf Nf., Berlin, in uneigennützigster Weise ihre Gefrierräume zur Verfügung, wofür ich besonders Herrn R. Tietze zu Dank verpflichtet bin.

C. Methodik.

Es sei hier betont, daß diese Arbeit in vielen Teilen referierend sein muß; sie versucht in Hinblick auf die Vogelstimme als engeren Problembereich eine Brücke zu schlagen zwischen Zoologie einerseits und Physik andererseits. Das macht ein Rückgreifen auf die im Schrifttum beider Disziplinen vorliegenden Angaben unumgänglich notwendig.

Ueber Untersuchungsmethoden und Material ist im weiteren Verlauf der Arbeit mehr zu sagen. Es sei an dieser Stelle nur auf die Methodik der Klangaufnahmen und die der Tonhöhenbestimmung hingewiesen, deren Beschreibung einen etwas breiteren Raum einnimmt. Sowohl bei der Klangerzeugung am frischtoten Vogel (p. 451 und p. 491) wie der an Modellpfeifen (p. 481) erfolgte das Anblasen mit dem Munde; obwohl innerhalb der einzelnen Versuchsreihen der Anblasedruck annähernd konstant gewesen sein mag und auch nach den Ergebnissen zu urteilen keine wesentlichen Fehler in der Tonhöhenbestimmung aufgetreten sind, ist doch für weitere ähnliche Untersuchungen eine Blasebalgvorrichtung vorzuziehen.

Die erzeugten Klänge wurden zunächst auf Schallplatten (Gelatineplatten und Dralostonhartplatten) fixiert. Die Aufnahmen erfolgten in einem besonderen, gut durch Wandbehänge und Teppiche gedämpften Aufnahmeraum; damit ist das jedem weniger gedämpften Raum eigene Nachhallen als Fehlerquelle ausgeschaltet. Nachhallerscheinungen können sich vor allem bei der Registrierung der Klangfarbe störend auswirken. Als Mikrophon diente das Bändchenmikrophon von Siemens, das eine hinreichend fehlerfreie Aufnahme gewährleistet. Für die Tonhöhenbestimmung wurde der auf die Platte aufgenommene Klang vom Grammophon über eine Verstärkeranlage auf einen Sprechzeichner (von Ketterer; vgl. Zwirner 28 p. 713) übertragen. Zur Aufnahme der Frequenzkurven benutzte ich ein Kymographion (Rußtrommel), dessen Umgangsgeschwindigkeit 1000 mm/sec. betrug. Aus den Klängen ließen sich nach Belieben einzelne Abschnitte für die Aufnahme auf die Rußtrommel auswählen, da diese bereits unmittelbar nach Ingangsetzen eine absolut konstante Umdrehungsgeschwindigkeit einhielt; das war dadurch ermöglicht, daß als Antriebskraft ein Synchronmotor (Zimmermann-

Berlin) benutzt wurde, der sich für diese Zwecke ausgezeichnet bewährte.

Für das Ablesen der Periodenlänge leistete die Zwirnersche Tonhöhenmeßschiene (s. Zwirner, 28 p. 715) gute Dienste. — Die in den folgenden Abschnitten angegebenen Maßeinheiten für die Tonhöhe beziehen sich auf die an Hand der Frequenzkurven (1000 mm/sec.) gemessenen Periodenlängen und die aus diesen Werten errechneten Einheiten (φ) der phonetischen Tonhöhenbezifferung nach Zwirner, die im Gegensatz zur Angabe der Tonhöhe in Schwingungszahlen (Hertz = vibrations doubles; logarithmische Progression der musikalischen Skala) und zur musikalischen Tonskala einen unmittelbaren Vergleich der Tonhöhenbewegung, vor allem eine leichte, rechnerische Verwertung der Intervalle zuläßt (vgl. hierzu Zwirner 74). Diese Methode „beruht einerseits in der Berücksichtigung der musikalischen Tonhöhenbezeichnung bezw. der Oktave von 12 Halbtönen, in denen sie eine Einteilung der Oktave in 24 Vierteltöne beibehält. Andererseits aber geht diese phonetische Bezifferung über zum Dezimalsystem und beginnt bei der tiefsten hörbaren Schwingung von 16 Hertz, d. h. dem C_2 der Subcontraoktave, welches mit Null bezeichnet wird. Der nächste Viertelton erhält die phonetische Bezifferung $\varphi = 1$, das Cis_2 $\varphi = 2$, der nächste Viertelton $\varphi = 3$, D_2 S = 4 usw. Außerdem ist noch übergegangen von der internationalen Stimmung ($a^1 = 435$ v. d.) zur physikalischen Stimmung ($C_2 = 16$ v. d., $a^1 = 403{,}54$ v. d.), was den Vorteil hat, daß man jede Oktave mit einer geradzahligen Schwingungszahl beginnt ($C_2 = 16$ v. d. = φ o, $C_1 = 32$ v. d. = φ 24, C = 64 v. d. = φ 48, c = 128 v. d. = φ 72 usw.). Der gesamte hörbare Schwingungsbereich von 16 bis 20000 v. d. umfaßt nun einen Bereich von 0 bis 248 Vierteltönen, welche in dieser Weise durchlaufend numeriert sind“ (Zwirner p. 716). In Halbwerten ($\varphi = x + 0{,}5$) lassen sich dementsprechend auch Achteltöne leicht für diese phonetischen Zwecke erfassen.

Alle angegebenen Frequenzwerte beziehen sich auf die gemessene Grundschwingung. Eine Analyse der Obertöne, die für den empfindungsmäßigen Eindruck auch der Tonhöhe bestimmend sein kann, wird nicht gegeben.

D. Begriffsbestimmung.

Als Grundlage für alle weiteren Ausführungen und um Mißverständnissen vorzubeugen, ist zunächst eine Klarstellung vor allem akustischer Begriffe erforderlich. Denn Bezeichnungen wie Schall,

Ton, Klang, Geräusch, Laut und Stimme haben in ihrem Gebrauch außerhalb der Akustik vielfach keine einheitliche Anwendung gefunden.

In seiner allgemeinsten Form wird ein akustischer Vorgang als Schall bezeichnet; er ist gekennzeichnet als Schwingungserscheinung.

Das einfachste Schallphänomen ist der Ton, der in mathematischer Analyse durch eine Sinusschwingung dargestellt wird; diese ist bestimmt durch ihre Wellenlänge, die Zahl der Schwingungen in der Zeiteinheit (Schwingungszahl — Frequenz) und ihren Ausschlag (Amplitude) und gibt damit Höhe und Stärke (Schallintensität) eines Tones an. Je größer die Schwingungszahl ist, umso höher ist der Ton. Isolierte Töne in diesem engeren physikalischen Sinne sind praktisch selten (Stimmgabel). Fast alle Schallquellen ergeben komplizierte Schwingungen. Man spricht dann von Klängen und Geräuschen.

Ein Klang entsteht durch Ueberlagerung verschiedener Töne; analytisch entspricht das einer Summierung verschiedener Sinusschwingungen. Von den einzelnen Tönen eines Klanges, seinen Teiltönen, wird der tiefste als Grundton bezeichnet, alle höheren als Obertöne. Harmonische Obertöne sind solche, deren Schwingungszahlen ganzzahlige Vielfache der Schwingungszahl des Grundtons sind; im anderen Fall spricht man von unharmonischen Obertönen. Zumeist kommt dem Grundton die größte Schallintensität zu, und die Schwingungen der Obertöne halten sich in kleineren Ausmaßen; durch ihre Zahl, ihre Stärke und ihre relative Lage zum Grundton bestimmen die Obertöne das besondere Gepräge, den Charakter eines Klanges, die Klangfarbe. Je geringer die Zahl und die Stärke der Obertöne ist, und je tiefer sie relativ zum Grundton liegen, umso mehr kommt der Empfindungseindruck dem eines reinen Tones näher. Scharfe und schrille Klänge sind kennzeichnend für zahlreiche und intensive Obertöne. Die gegenseitige Lage der Teiltöne zu einander, ihre Phase, ist nur für das objektive Klangbild, die Klangkurve, von Bedeutung. Auf die Klangfarbe selbst ist sie ohne Einfluß.

Zwischen Klang und Geräusch besteht in akustischer Hinsicht keine scharfe Trennung; auch empfindungsmäßig gehen beide ineinander über. Ein Klang wird zumeist als ruhig und gleichmäßig empfunden, das Geräusch dagegen als schneller, unregelmäßiger Wechsel verschiedenartiger Schalleindrücke. Dementsprechend ist das Geräusch im physikalischen Sinne keine gleichmäßige periodische Schwingungsbewegung; vielmehr sind seine Schwingungen von kürzester Dauer und einem

schnellen und unperiodischen Wechsel von Frequenz, Amplitude und Phase unterworfen. Von allen Schallarten kommt in der Natur das Geräusch am häufigsten vor. In der menschlichen Sprache spielt es besonders bei der Konsonantenbildung eine ausschlaggebende Rolle.

Bei der Bearbeitung eines akustisch so verwickelten Problems, wie es die Vogelstimme ist, ist eine genaue Unterscheidung von primären und sekundären Schallgebern notwendig. Ich gliedere darum nach diesen Gesichtspunkten im wesentlichen auch die Bearbeitung meines Themas. Primäre Schallgeber sind solche, die infolge irgendeiner Erregung die Luftschwingung selbst erzeugen. Sekundäre Schallgeber werden durch einen bereits vorhandenen Schall zum Mitschwingen gebracht und geben diese Schwingungen (meist verändert) wieder als Schall weiter.

Bei den Wirbeltieren bezeichnen wir die in den Luftwegen erzeugten Klänge und Geräusche physiologisch als Stimme. Die menschliche Stimme äußert sich in Sprachlauten: Klänge und Geräusche, die bei bestimmten Stellungen oder Bewegungen der Sprechorgane hervorgerufen werden. Danach werden die einzelnen Laute zumeist nach den vorwiegend an der Lautformung beteiligten morphologischen Elementen (Linguale, Labiale, Nasale u. a.) unterschieden; dieser „Lautschatz" ist die physiologische Grundlage unserer Sprache.

Die Klänge und Geräusche der Vogelstimmen lassen sich in das System der menschlichen Sprachlaute keinesfalls einordnen (vgl. p. 531). Sie nehmen den besonderen morphologischen Verhältnissen entsprechend in akustischer Beziehung eine eigene Stellung ein und sind auch, wenn wir von den Oscines absehen, im allgemeinen sprachlich nicht differenzierbar. Der Begriff Laut im Sinne, wie ihn die Sprachforschung gebraucht, ist darum auf die Vogelstimme und ihre Klänge nicht anwendbar, und ich verstehe im Rahmen dieser Arbeit Laut im üblichen artbiologischen Sinne: als bestimmten Klang, der artspezifisch festliegt und, falls eine Vogelart über verschiedene Lautäußerungen verfügt, ethologisch gebunden ist. Die Frage nach dem phonetischen Aufbau der einzelnen Laute bleibt dabei ganz unberücksichtigt. In diesem Sinne fasse ich auch die Lautäußerungen der Vögel als „Lautsprache" zusammen, die jeweils artkennzeichnend und den ethologischen Bedürfnissen entsprechend verschieden weit ausgebildet ist.

Entsprechend den Vorarbeiten auf dem Gebiet der menschlichen Sprache (*40*) unterscheiden auch wir zwischen genetischer Phonetik die sich auf die Entstehung der Lautklänge im Vogelkörper bezieht, und gennemischer Phonetik, die den entstandenen Klang als

solchen behandelt. Die gennemische Phonetik der Vogelstimmen ist bis heute ein fast unbeschriebenes Blatt und wird erst in jüngster Zeit mit der Entwicklung einwandfreier phonetischer Arbeitsmethoden für eine Bearbeitung reif.

E. Physiologie und Akustik der Vogelstimme.

1. Die Klangerzeugung.

1. Die Syrinx als klangerzeugender Apparat.

Der klangerzeugende Apparat beim Vogel ist im allgemeinen die Syrinx, hervorgegangen aus der Umformung des unteren Trachealabschnittes und des daran anschließenden Abschnittes der Bronchien. Sie liegt mehrminder frei im Brustraum und ist eng von den membranösen Wandungen des in der Regel unpaaren Saccus clavicularis umkleidet. Diese Lage der Syrinx im vorderen Luftsack, der den Brustraum einnimmt und mit den übrigen Luftsäcken kommuniziert, ist von entscheidender Bedeutung für die Klangerzeugung.

Der Larynx, der bei den Säugern und Reptilien als mehr oder weniger hoch differenziertes Stimmorgan ausgebildet ist, hat bei den Vögeln in der Regel keine klang-erzeugende Funktion; eine gewisse Bedeutung kommt ihm jedoch bei der Klangformung und damit für die Lautbildung der Vögel zu.

Ich hatte eingangs darauf hingewiesen, daß der Mannigfaltigkeit der Klangäußerungen in der Vogelwelt eine gleichfalls große Fülle morphologischer Möglichkeiten zugrunde liegt. Das gilt für die eigentlich klangerzeugenden Strukturen (primäre Schallgeber) im Stimmapparat der Vögel ebenso wie für die klangformenden, physiologisch gesprochen lautbildenden Elemente des Vogelkörpers in gleicher Weise.

a) Morphologische Grundlage.

Die Syrinx: ihrem Formenreichtum liegt ein gemeinsames Prinzip zugrunde, das bei gewissen Vogelarten, deren Syrinx sich auf eine möglichst geringe Zahl physiologisch notwendiger Baubestandteile beschränkt (*Lari*, *Accipitres* u. a.), in recht einfacher Form verwirklicht ist. Das schließt nicht aus, daß diese Arten nicht doch einen reichhaltigeren Lautschatz haben als solche mit höchst-differenziertem Syrinxbau, denn unter diesen gibt es Spezies, denen nur wenige konstante Laute eigen sind. Differenzierungen des normalen Syrinx-Typs können sowohl zu einer Bereicherung als auch zu einer Verminderung des Lautschatzes führen; ich gehe im einzelnen darauf noch näher ein.

Meinen weiteren Ausführungen lege ich die Syrinx einer Silbermöwe (*Larus argentatus*) zugrunde. In ihrem Aufbau beschränkt sie sich auf die einfachsten morphologischen Elemente und kann darum als Normaltyp einer Vogelsyrinx gelten, der einem gedachten Grundbauplan recht nahe kommt. Das verdient besondere Beachtung insofern, als doch von *Larus argentatus* sehr mannigfaltige Lautäußerungen bekannt sind. Portielje (1928; *44*) hat mehr als ein halbes Dutzend Laute beschrieben, die für bestimmte psychische Erregungen kennzeichnend und in klanglicher Hinsicht untereinander mehrminder abwandelbar sind. Es empfiehlt sich nicht, wie es Cuvier, Réthi u. a. getan haben, von der Vogelstimme und ihrer Morphologie und Physiologie zu sprechen, ohne einen solchen Normaltyp zugrunde zu legen. Jeder differenzierte Syrinxtyp bedarf, seinem besonderen Bau entsprechend, auch einer eigenen physiologischen Bearbeitung.

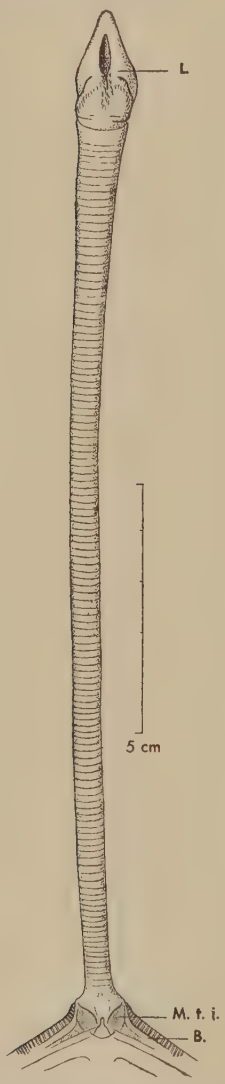

Abb. 1. *Larus argentatus*. Trachealrohr mit Larynx (L), Bronchien (B) und schwingenden Membranen (M. t. i.); Dorsalansicht.

Die von mir untersuchte Silbermöwe war ein altes Weibchen. Die Trachea (Abb. 1) ist konisch gebaut, indem sie sich bei einer Länge von etwa 190 mm (136 Trachealringe) und 18 mm äußerem Umfang kurz oberhalb der Syrinx auf einen solchen von 28 mm kurz unterhalb des Larynx erweitert; sie zeigt auch eine schwache dorsoventrale Abplattung, die unterhalb des Larynx am stärksten ausgebildet ist. Die knorpeligen Trachealringe greifen jeweils halbseitig übereinander und sind durch elastisches Gewebe locker miteinander verbunden; infolgedessen schwankt die Länge der Trachea zwischen 110 mm bei möglichster Verkürzung und 240 mm in gestrecktem Zustande. Ein schwach entwickeltes Muskelpaar (Musculus bronchotrachealis) begleitet die Trachea beidseitig in ihrer ganzen Länge; es inseriert am zweiten Bronchialring. Bei seiner Kontraktion hebt es die Bronchien und verkürzt die Trachea. In

Höhe des 16. unteren Trachealrings inseriert ein zweites Muskelpaar, die Musculi sternotracheales, deren caudales Ende am Processus lateralis anterior des Brustbeins ansetzt (Abb. 2).

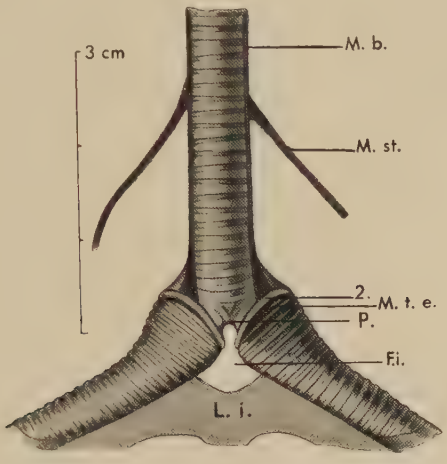

Abb. 2. *Larus argentatus.*
Ventralansicht des unteren Trachealabschnittes und der Bronchien (Syrinx);
M. b. = Musculus bronchotrachealis
M. st. = Musculus sternotrachealis
P. = Pessulus
2. = 2. Bronchialring
M. t. e. = Membrana tympaniformis externa
L. i. = Bronchidesmus (Ligamentum interbronchiale)
F. i. = Foramen interbronchiale

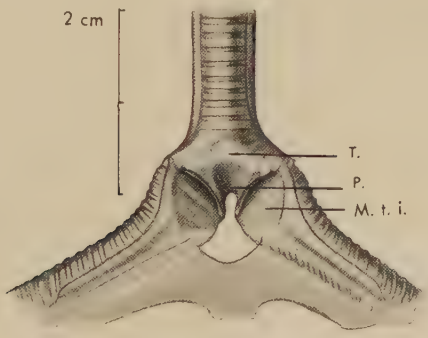

Abb. 3. *Larus argentatus.* Dorsalansicht der Syrinx;
T. = tracheale Trommel
P. = Pessulus
M. t. i. = Membrana tympaniformis interna

Die Syrinx, als Umformung der proximalen Enden von Trachea und Bronchien, zeigt einen klaren und einfachen Aufbau (Abb. 2 und 3). Die ersten drei Trachealringe sind im Gegensatz zu allen übrigen stark verknöchert und fest miteinander zur sog. trachealen Trommel (Tympanum) verwachsen; ihre mediodorsalen Fortsätze ziehen schräg nach unten zur Ventralseite der Trachea hinüber; es entsteht dadurch der breite und flache knöcherne Steg (Pessulus). Eine Membrana semilunaris, die sich bei manchen Vogelarten (Oscines) als eine mediane Erhebung der trachealen Schleimhaut auf dem Pessulus in das Lumen der unteren Trachea hinein erstreckt, ist bei *Larus* nicht vorhanden. Lungenwärts schließt der erste Bronchialring (Halbring) an, der ebenfalls verknöchert und fest mit dem unteren Trachealabschnitt verwachsen ist; sodann der zweite, der wie alle folgenden knorpelig und, wie die Abbildung zeigt, besonders kräftig ausgebildet ist; er dient dem Musculus bronchotrachealis als Anheftungspunkt. Seine freien Enden umfassen die Membrana tympaniformis interna an deren größter Breite und überragen die Enden des ersten Halbrings; dadurch wird eine Rotationsbewegung des längeren zweiten Halbrings um die Enden des kürzeren ersten ermöglicht. Die übrigen Bronchialhalbringe, insgesamt 23 bei einer Bronchienlänge von etwa 23 mm, sind untereinander durch sehr elastisches, durchscheinend membranöses Gewebe (interannuläre Membranen) verbunden. Zwischen dem zweiten und dritten Halbring ist diese Membran, wohl entsprechend der kräftigeren Ausbildung des zweiten Halbrings, ein wenig breiter als zwischen den folgenden Halbringen. Sie mißt dort 0,8 mm in der Breite bei einer Länge von 7,5 mm und entspricht ihrer Lage nach der, wie ich zeigen möchte, bei differenzierten Syrinxformen primär schwingungsfähigen Membrana tymp. externa. Bei gewissen Arten (*Accipiter gentilis* u. a.) ist sie morphologisch in keiner Weise von den die übrigen Halbringe verbindenden Membranen verschieden. Von den freien Bronchialhalbringen sind die oberen fünf (2. bis 6. Halbring) am weitesten geöffnet; ihre dorsalen und ventralen Enden umgreifen die äußerst feinhäutige, glashell durchsichtige innere Paukenmembran (Membrana tympaniformis interna) (6 × 8,5 mm), deren obere Hälfte vom Pessulus als festem Rahmen begrenzt ist und dadurch eine gewisse Eigenspannung erhält; der untere Teil der Membran ist weniger straff eingespannt; er setzt sich lungenwärts noch schmal fort und stößt seitlich gegen eine leichte Gewebsverdickung (in Abb. 3 hell angegeben), die sich schwach wulstig gegen ihn abhebt. Bei anderen Gattungen (*Accipiter* u. a.) fehlt diese seitliche Strukturveränderung der Membran, und

die feinhäutige caudale Verlängerung der Membrana tympaniformis, die hier bei *Larus* nur sehr schmal ist, grenzt dort unmittelbar an die freien Enden der Bronchialhalbringe.

Die Bronchien gabeln sich unter dem recht weiten Winkel von etwa 100° und sind untereinander durch ein breites Gewebsband, den Bronchidesmus, verbunden, das mit seinem oberen Rand das abgerundet dreiseitige Foramen interbronchiale begrenzt. Auf die physiologische Bedeutung dieser Oeffnung, deren Seitenwände durch die Membranen gebildet werden, komme ich zurück.

Der für *Larus argentatus* geschilderte Aufbau von Syrinx und Trachea findet sich in seinen Grundzügen außer bei den übrigen Möwen auch bei verwandtschaftlich entfernten Arten wie den *Accipitres*, *Anseres* u. a. wieder. So zeigt die Syrinx von *Accipiter gentilis* einen gleichfalls noch recht einfachen Aufbau; sie weist jedoch, verglichen mit *Larus*, als morphologische Besonderheit Stimmpolster auf; es sind dies bei *Accipiter* in jedem Bronchus je 1 aus elastischem Gewebe bestehendes, bandartig ausgezogenes Polster auf der Innenseite des ersten und zweiten freien Bronchialhalbrings. Auch bei zahlreichen anderen Syrinxformen finden sich diese Bildungen wieder. Sie sind vielfach als „Stimmlippen" (Labiae) bezeichnet und als ein, wie der Name sagt, an der Klangerzeugung unmittelbar beteiligtes Element der Vogelsyrinx angesehen worden; insbesondere bei den *Oscines*, deren Syrinx je 1 Paar innerer und äußerer Labien aufweist (vgl. Abbildung der Syrinx von *Turdus merula* (Frontalschnitt) bei Stresemann, 57 p. 187, nach Häcker 1900). Der Silbermöwensyrinx fehlen solche Stimmpolster; für die Klangerzeugung sind sie nicht grundsätzlich erforderlich; sie sind, wie gesagt, als eine Differenzierung an dem bei *Larus argentatus* gezeigten Normaltyp einer Vogelsyrinx aufzufassen. — Es sei hier erwähnt, daß sich als die im Aufbau einfachste Syrinx die einiger Ratiten (*Struthio*, *Casuarius*) herausgestellt hat, die nur ein unmittelbar an der Funktion der Syrinx beteiligtes Muskelpaar (Musc. sternotracheales) aufweist; auch fehlt der Pessulus. Man könnte geltend machen, daß die Syrinx dieser Ratiten dadurch vielleicht dem Grundbauplan einer Vogelsyrinx am nächsten kommt, jedenfalls näher als etwa die der Silbermöwe, und gewissermaßen den Urtyp einer Vogelsyrinx selbst verkörpere. Das Fehlen des Pessulus, der aus der Verschmelzung der medianen Seiten der ersten beiden Bronchialringe hervorgeht, scheint mir jedoch viel mehr das Kennzeichen einer Rückdifferenzierung im Bau der Syrinx zu sein, als etwa das einer betonten Ursprünglichkeit. Als Grundlage für meine

folgenden Darlegungen schien mir auch aus dieser Erwägung heraus ein Syrinxtyp wie der von *Larus* geeigneter zu sein.

b) Physiologie der Klangerzeugung.

Dem unter allen Wirbeltieren gesondert dastehenden anatomischen Bau des Vogelstimmapparats und seiner eigentümlichen Einlagerung in das Luftsacksystem entspricht auch die durchaus besondere Physiologie der Klangerzeugung beim Vogel, über die bis heute recht unklare Vorstellungen herrschen. Das nimmt umsomehr Wunder, als doch Forscher wie Cuvier und Joh. Müller, auch der bekannte Physiker Savart, sich sehr eingehend mit diesem Thema befaßt haben. In ihren Veröffentlichungen darüber fällt auf, daß immer wieder nach Stimmlippen und Stimmbändern, wie sie aus der Physiologie der menschlichen Stimme bekannt sind, gesucht wird und die Labiae externae und internae der Bronchien für die Stimmgebung vielfach als primär schwingende Strukturen verantwortlich gemacht werden. In seiner Arbeit „Ueber den unteren Larynx der Vögel" gibt Cuvier (1795; 9) eine in akustischer Hinsicht zwar unklare, dem tatsächlichen physiologischen Vorgang aber doch nahekommende Darstellung der Klangerzeugung: die aus der Lunge in die Bronchien strömende Luft muß an den inneren Paukenhäuten „eine Resonanz erhalten, wie die Luft einer Trommel durch die Erschütterungen ihres oberen Felles. Diese Resonanz muß nach der verschiedenen Stärke, Elastizität und Spannung der Membran verschieden ausfallen. Die Luft geht hernach durch die obere Extremität der Bronchien, und der Ton wird durch diese Oeffnung modifiziert. Die erwähnte Membran stellt die Haut einer Trommel, die Extremität der Bronchien das Mundstück eines Blasinstruments vor". Offenbar führt Cuvier hier die Klangerzeugung auf die inneren Paukenmembranen (Membranae t. internae) zurück; er vergleicht zwar das obere Bronchienende mit dem Mundstück eines Blasinstruments, erkennt ihr aber in funktioneller Hinsicht doch nur eine klangmodifizierende Wirkung zu. Diese Auffassung ändert Cuvier in seinen späteren Arbeiten (1800; *10*): „Dans les oiseaux, il y a au bas de la trachée, à l'endroit ou elle se partage en deux pour pénétrer dans les poumons, un rétrécissement (Verengung) dont les bords sont garnis de membranes susceptibles de tensions et de vibrations variées; en un mot il y a là une vraie glotte pourvue de tout cequi est nécessaire pour former un son" (p. 430). Augenscheinlich denkt Cuvier hier an Strukturen wie sie als Labien (u. a.) in der Singvogelsyrinx vorkommen; so sagt er über die oberen Bronchialhalbringe: „Le premier de ces arcs, c'est-

à-dire le plus voisin de la trachée, a ordinairement la même courbure qu'elle, mais le second, le troisième appartiennent à des cercles plus grands, et sont moins convexes que lui en dehors, ce qui les fait saillir en dedans. La membrane qui double l'intérieur de la trachée, forme un repli (Falte) sur cette partie saillante, et c'est ce repli qui, fermant à moitié chacune des ouvertures de l'orifice inférieur de la trachée, présente à l'air une lame (dünne Platte) susceptible de vibrer et de produire un son. Ce sont les divers mouvements de cette lame, qui rendent le larynx inférieur capable de varier le son" (p. 438); und ähnlich an anderer Stelle: „L'instrument vocal des oiseaux est un tube à l'embouchure duquel est une anche (Zunge) membraneuse, ou pour parler plus exactement encore deux lèvres (Lippen), qui représentent celles du joueur de cor-de-chasse. Cette anche est un repli de la peau intérieure des bronches, dont le bord libre et élastique est dirigé vers le haut" (*10*, p. 432). „Les variations de la glotte correspondent à celles des lèvres du joueur, ou à celles de la lame de cuivre des jeux d'anche (Kupferplättchen der Zungenwerke)" (p. 436). Diesen Wortlaut übernimmt Cuvier größtenteils wörtlich auch in seine 1805 herausgegebenen „Leçons d'anatomie comparée" (11). Auch dort berücksichtigt er die Membranae t. internae in physiologischer Hinsicht nicht, legt ihnen lediglich den Namen „Membranes tympaniformes" („Paukenmembranen" in der Uebersetzung von Meckel, *11*, p. 312) zu, offenbar in Anlehnung an den früher (1795) von ihm gegebenen Vergleich jener Strukturen mit einem Trommelfell. Leider unterläßt Cuvier, seine allgemein gehaltenen Angaben mit Befunden an bestimmten Syrinxformen zu stützen.

Wunderlich 1884; *71*) wie auch Réthi (1908; *46*) führen in ihren Arbeiten über den Stimmapparat der Vögel an, daß nach Cuvier „namentlich die Schwingungen der inneren Paukenhäute eine große Rolle" (Réthi) bei der Stimmbildung spielen. Die von Réthi in diesem Zusammenhang angeführten Zitate (Cuvier 1805) rechtfertigen diese ganz offenbar auf Mißverständnis beruhenden Angaben ebensowenig wie Cuviers übrigen Ausführungen über dieses Thema. Es sind die Arbeiten Wunderlichs und Réthis zu bekannt, als daß ich auf diesen Hinweis verzichten könnte.

Für die Zeit Cuviers bedeutete die Auffassung, daß der Klangerzeugung beim Vogel und der in den Blas- und Zungeninstrumenten das gleiche akustische Prinzip zugrunde liegt, einen erheblichen Fortschritt. Cuvier betont dies und weist darauf hin, daß man nicht mehr nach „cordes" — schwingenden Saiten — zu suchen brauche. Der physiologische Vorgang als solcher aber und die, wie ich zeigen möchte,

besonderen akustischen Verhältnisse bei der Klangerzeugung im Stimmapparat der Vögel waren ihm verborgen geblieben.

Auch Johannes Müller (1837; *32*) schließt sich den Angaben Cuviers an und billigt den Membranae t. internae nur eine untergeordnete physiologische und akustische Bedeutung zu; er verweist auf die sichtbaren heftigen Schwingungen des äußeren „Stimmbandes" bei vielen Vögeln (so bei der Syrinx der Enten, Gänse u. a.) und sagt an anderer Stelle: „Die Paukenmembran, die heftig mitschwingt, muß auf den Ton des Mundstücks Einfluß haben . . . .", stellt sie auch in Vergleich mit den „schwingenden Häutchen einer Pfeife von Schilfrohr", also mit einem sekundären Schallgeber. Joh. Müller spricht auch von einer Akkomodation — im rein physiologischen Schwingungsvorgang — zwischen innerer Stimmlippe, Membrana semilunaris und Paukenmembran, die zweifellos vorhanden ist, deren primäre Schallquelle er aber nicht erkannte.

Auf den grundlegenden Arbeiten von Cuvier und Joh. Müller fußen im wesentlichen auch die Auffassungen aller späteren Autoren, auf die ich nicht einzeln einzugehen brauche, da sie über die Physiologie der Klangerzeugung nichts grundsätzlich Neues bringen. Die wichtigste Arbeit neuerer Zeit ist die bereits erwähnte des Wiener Laryngologen Réthi, der den Nachweis erbrachte, daß allen Klängen der Vogelstimme, auch den hohen und höchsten, der gleiche akustische Vorgang zugrunde liegt. Auch Réthi glaubt in den Labien und „Falten" — leider unterläßt auch er genauere Angaben über die Befunde an den einzelnen von ihm untersuchten Vogelarten — die den Klang erzeugenden „Stimmbänder" zu sehen. Von den Membranae tympaniformes sagt er, daß auch sie, soweit sie vorhanden seien, „in gleicher Weise an den Schwingungen teilnähmen". Demgegenüber hat der Breslauer Physiologe Grützner (1879; 21) die Auffassung vertreten, daß bei den Vögeln gerade jene Membranen als schwingungsbildende Strukturen anzusehen seien. Als Untersuchungsobjekt diente Grützner die Syrinx einer Truthenne: „Der Steg trägt jederseits eine elastische membranöse Falte (Membrana tympani interna seu semilunaris), welche vom Steg aus sich quer vor die Einmündung eines jeden Bronchius stellt und hierdurch mit der gegenüberliegenden Wand eine Art Stimmritze bildet." Aehnliches gibt er für die Membranae t. externae an. Während der Stimmgebung treiben die oberen Bronchialringe „die Membrana tympani externa als Falte nach innen vor, so daß sie sich der M. t. interna entgegenstellt und mit ihr eine Enge bildet. Indem die Exspirationsluft durch diese mit der nötigen Kraft hindurchtritt,

versetzt sie die einander zugekehrten Falten in Schwingungen und wird hierdurch selbst rhythmisch unterbrochen; die Stimme erschallt" (Grützner). Diese Auffassung vertritt später auch Wunderlich (1884; 71) und wendet sie auf die Stimmbildung ganz allgemein an, wo sich ihm irgend die Möglichkeit dazu bietet. Auch in die neueste Literatur ist sie übernommen. Auf die Haltlosigkeit dieser Theorie des Schwingungsvorganges, nicht nur bei *Meleagris*, gehe ich später noch näher ein.

Ganz offenbar sind jene von Grützner und Wunderlich vertretenen Auffassungen durch das besser bekannte Vorbild des menschlichen Kehlkopfes beeinflußt worden. Für die Arbeiten von Cuvier, Joh. Müller und Réthi, deren Lehrmeinungen in der Zoologie weitgehende Berücksichtigung gefunden haben, gilt das gleiche. Die in der menschlichen Anatomie vorliegenden Befunde, auf die ich in Kürze hier eingehe, haben ganz augenscheinlich ablenkend gewirkt.

Der eigentlich klangerzeugende Mechanismus im menschlichen Stimmorgan sind die Stimmlippen und die von ihnen begrenzte, nach Form und Weite veränderliche Stimmritze oder Glottis. Ihrem histologischen Aufbau nach ist die Stimmlippe feines elastisches Fasergewebe, das von geschichtetem Pflasterepithel überzogen ist. Die elastischen Fasern zeigen eine funktionell bedingte Anordnung, indem sie den Druck- und Zugverhältnissen der Stimmlippe entsprechend in bestimmten Richtungen besonders stark ausgebildet sind. Als Ganzes wirkt das Stimmband physiologisch als elastisches Polster, das durch den aus der Trachea kommenden Luftstrom seitlich und nach oben auseinandergedrückt wird und, periodisch zurückschwingend, eine sich als Klang äußernde Unterbrechung des Luftstromes hervorruft. Die Schwingungen der Glottisränder verlaufen also weder in Richtung des Luftstroms, noch senkrecht zu ihm, vielmehr in einer schrägen, aus beiden Extremen resultierenden Richtung. Im einzelnen sind verschiedene Schwingungsformen möglich, die jeweils für besondere Stimmregister kennzeichnend sind. Im Brustregister wird die Glottis durch die Stimmlippenschwingungen periodisch geöffnet und geschlossen, während beim Falsettregister (Kopfstimme) kein Verschluß, sondern nur abwechselnde Verengerung und Erweiterung der Glottis stattfindet; der Stimmspalt bleibt beim Falsett also immer offen; dem entspricht ein größerer Luftverbrauch als bei der Bruststimme.

Die zunächst morphologisch wichtigste Eigenart im Stimmorgan der Vögel im Gegensatz zu dem der Säuger ist die Verlagerung des klangerzeugenden Apparats an das untere Ende der Trachea und damit

in den Brusthohlraum des Vogels, worauf eingangs hingewiesen war. Diese Tatsache ist vielfach beschrieben worden (zuerst von Aldrovandi, 1600), jedoch ohne daß man ihr die Beachtung entgegenbrachte, die ihr in stimmphysiologischer Hinsicht gebührt, und man übertrug die Prinzipien der Klangerzeugung beim Menschen unbedenklich auch auf den Vogel. Und doch ist die Lage der Syrinx im clavicularen Luftsack die physiologische Grundlage und Voraussetzung für die besondere Art der Klangerzeugung im Stimmapparat der Vögel.

Es verdient größte Beachtung, daß die physiologischen Grundlagen dieser Klangerzeugung durch Membranzungen bereits 1753 von Herissaut erkannt und beschrieben sind, ohne daß spätere Autoren diesen wichtigen Hinweis entsprechend berücksichtigt hätten. Herissaut berichtet über die (vier) Membranae tympaniformes der Syrinx von *Anser* und vergleicht sie in sehr treffender Weise mit dem Mundstück einer Oboe. Vor allem aber weist er im weiteren Zusammenhang, allgemein auf die Vögel angewandt, auf die aus den Lungenostien in den Saccus clavicularis eintretende Luft hin, die „von allen Seiten die äußere Oberfläche dieser Mundstücke trifft und der Wirkung der durch ihre Höhle strömenden Luft das Gegengewicht hält". „Dies erregt nun notwendigerweise sehr starke und schnelle Erschütterungen, wovon die Stimme dieser Tiere abhängt". Herissaut bekräftigt diese Auffassung mit dem Hinweis, daß „die Stimme der Vögel aufhört, sobald man die zwischen den Gabelknochen befindliche Haut durchstößt, wodurch die Luft, die der im Innern der Mundstücke das Gegengewicht hält, herausströmen kann" (26). Bei erneutem Verschluß der Oeffnung kommt die Stimme wieder zum Vorschein. Diesen einfachen Versuch fand ich an reichhaltigem frischtotem Vogelmaterial, das ich dem Berliner Zoologischen Garten verdanke, immer wieder bestätigt, indem ich durch Einblasen von Luft in einen der abdominalen Luftsäcke einen in der Regel für den betreffenden Vogel auch im toten Zustande noch recht kennzeichnenden Klang hervorrief, der verschwand, sobald ich die obere Brustapertur öffnete. Das Ergebnis dieser Versuche ist so eindringlich, daß man notwendigerweise auf seine grundlegend wichtige physiologische Bedeutung gestoßen wird.

Es sei hier kurz auf ein beiläufiges Ergebnis hingewiesen: Bei Anblaseversuchen an zwei Bleßhühnern (*Fulica atra*) ließ sich nur an dem einen der beiden Vögel ein Klang hervorbringen. Wie sich hernach zeigte, handelte es sich bei diesem Stück um ein Weibchen (auch mit kleinerer Kopfplatte), während der stumm bleibende Vogel ein Männchen war. Die Untersuchung des Syrinxbaues ergab sodann eine überraschende Differenz zwischen beiden Geschlechtern;

(dieser Befund bestätigte sich später auch an anderen Exemplaren). Eine daraufhin vorgenommene genauere und mehrfach wiederholte Beobachtung an (Junge führenden) Bleßhuhnpaaren an Gewässern der Mark ergab einen ebenso auffälligen Unterschied in den Lautäußerungen von Männchen und Weibchen, der anscheinend mit dem Versagen der Männchen-Syrinx bei den Anblaseversuchen in Zusammenhang steht. Im Schrifttum ist mir über beide Tatsachen bisher nichts bekannt geworden. Die Syrinx von *Fulica* ist zwar schon von Wunderlich (71) beschrieben, jedoch ohne daß für das betreffende Untersuchungsobjekt das Geschlecht angegeben ist; nach meinen Befunden handelt es sich bei der von Wunderlich auch abgebildeten Syrinx um die eines weiblichen Tieres.

Inzwischen habe ich entsprechende Beobachtungen über Lautunterschiede zwischen beiden Geschlechtern auch beim Teichhuhn (*Gallinula chloropus*) gemacht, freilich ohne bisher auch bei dieser Art den Syrinxbau nachprüfen zu können; da außerdem eine genauere Beobachtung der Lautäußerungen im Freien längere Zeit erfordert, bringe ich eine ausführlichere Behandlung beider Arten in einer besonderen Arbeit.

Wegen der Lage der Syrinx im Brustraum des Vogels ist eine unmittelbare und zuverlässige Beobachtung der Schwingungsvorgänge nicht möglich. Ich ging darum dazu über, die beim Vogel vorliegenden natürlichen Verhältnisse durch ein Modell nachzuahmen. Zu diesem Zweck ließ ich mir die hier abgebildete Glaskammer (Abb. 4) anfertigen; sie besteht aus zwei Teilen, die durch einen Gummischlauch luftdicht miteinander verbunden werden können. In diese Kammer brachte ich die einem frischtoten Vogel (*Larus argentatus*) entnommene Syrinx mit Bronchien und etwa dem unteren Fünftel der Trachea. Die beiden Bronchien verband ich mit den beiden Schenkeln eines Y-Rohres, dessen Hauptrohr ich durch einen Gummischlauch durch die Oeffnung A nach außen münden ließ; ebenso wurde der Trachealstumpf durch die entgegengesetzte Oeffnung B nach außen geleitet, wie es die Abbildung zeigt. Die über beide Oeffnungen der Glaskammer gestülpten Gasschläuche sorgten für luftdichten Verschluß der Kammer. Durch ein seitlich in der Kammerwand angebrachtes Röhrchen C war eine innerhalb gewisser Grenzen beliebige Druckerhöhung in der Kammer möglich, während gleichzeitig unabhängig vom Kammerluftdruck ein Luftstrom in beliebiger Richtung durch die Syrinx geschickt werden konnte. Der Versuch ergab, daß bei Durchblasen durch die Bronchien in Richtung zur Trachea unter gleichzeitiger Luftdruckerhöhung in der Glaskammer die Paukenhäute (Membranae tympaniformes internae) in starke Schwingungen gerieten und einen kräftigen Klang hervorriefen, der verstummte, sobald die Syrinx in der Luftkammer nur dem normalen Luftdruck von 1 Atm.

ausgesetzt war; äußerlich zeigte sich das darin, daß bei weiterem Durchblasen durch die Bronchien sich die Paukenmembranen lediglich stark auswölbten, ohne jede Klangerzeugung. Beim Vogel tritt dieser Vorgang jeweils dann ein, wenn, wie bereits gesagt, durch Zerstören

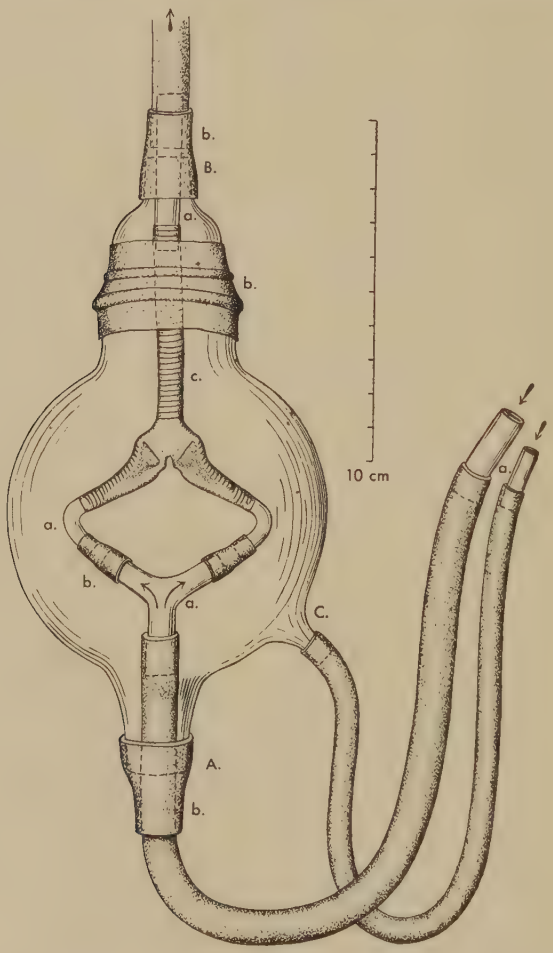

Abb. 4. Glaskammer mit eingeschlossener Silbermöwensyrinx. (a = Glasröhren, b = Gummirohrverschlüsse, c = Trachealrohr).

der vorderen Wand des claviculären Luftsacks die die Syrinx umgebende Luft ungehindert entweichen kann. Dieses Ergebnis war für mich umso überraschender, als mir die angeführten Befunde Herissauts

damals noch nicht bekannt waren. Ich habe später, wo sich Gelegenheit bot, die Syringeal-Apparate auch anderer Vogelarten, soweit es sich um Typen handelte, die sich nicht allzu weit von der Normalform entfernten (*Sula capensis*, *Stercorarius skua*, *Anas platyrhynchos domestica* ♀, *Ardea cinerea*) zum Schwingen gebracht. Freilich mußte ich mich auf Großvögel und mittelgroße Arten beschränken, da die Stimmorgane der kleineren Vogelarten (schon von Taubengröße an) ein Arbeiten in der angegebenen Weise nicht zuließen. Die morphologische Struktur der Kleinvogel-Syrinx weist jedoch darauf hin, daß auch bei ihr die Klangerzeugung vorwiegend auf den primären Schwingungen der Membranae tympaniformes beruht und nach gleichem akustischen Prinzip vor sich geht.

Für den Schwingungsvorgang ist das Foramen interbronchiale von wesentlicher Bedeutung; es schafft den Membranen einen freien Schwingungsraum und gibt der Luft des Saccus clavicularis die nötige Angriffsfläche. Die Versuche zeigten, daß bei Schwingung der Paukenhäute die ganze Syrinx mit Bronchien und unterem Trachealabschnitt mitschwingt. Im Vogelkörper, wo diese Teile mehrminder freiliegend angelegt sind, ist das Gleiche der Fall. Abgesehen von der klangformenden Bedeutung dieser sekundären Mitschwingung, auf die ich noch zurückkomme, verdient jener Vorgang insofern unsere besondere Beachtung, als er die notwendige Unterscheidung der primär und der sekundär schwingenden Strukturen der Vogel-Syrinx solange hinausgezögert hat. Joh. Müller (1837) gibt an, daß er bei manchen Vögeln, „die heftigen Schwingungen des äußeren Stimmbandes“ beobachtet habe und sagt weiter bemerkenswert richtig, freilich unter Verkennung der Paukenmembran als primären Schallgebers: „Dieser Ton hat auch die größte Aehnlichkeit mit einem durch Schwingungen von Membranen erzeugten Ton (und dasselbe gilt von allen Vögeln, die einen Membranton haben, wie die Stimme der Raben, die doch schon zu den Singvögeln gehören)“ (*32* p. 227).

c) Akustik der syringealen Membranen.

In akustischer Hinsicht liegt der Klangerzeugung durch die syringealen Membranen das Prinzip der Zungenpfeife zugrunde, das seit Cuvier fast alle Autoren für die akustischen Vorgänge in der Vogelsyrinx anerkannt haben; es beruht in seiner allgemeinsten Form auf den Schwingungen einer elastischen Zunge, die eine periodische Unterbrechung oder Abschwächung eines gleichmäßig fließenden Luftstroms

hervorrufen. In den Zungeninstrumenten der Musik hat dieses Prinzip mannigfaltige Anwendung gefunden. So ist in den Zungenpfeifen der Orgel ein Metallplättchen auf einer Platte befestigt, in der eine Oeffnung angebracht ist, die dem Zungenblättchen nach Breite und Länge entspricht; durch diese Oeffnung schwingt die elastische Zunge bei Erregung durch Anblasen periodisch in Richtung des Luftstroms hindurch. Bei der Klarinette, um auch hier nur ein Beispiel anzuführen, schwingt ein elastisches Rohrblättchen, dessen freies Ende einer festen Wand anliegt und gleichfalls durch Winddruck in Schwingungen gerät, die, im Gegensatz zum ersten Beispiel, transversal zum Luftstrom gerichtet sind; ähnlich schwingen bei Oboe und Fagott zwei mit ihrem freien Ende spitzwinklig gegeneinander geneigte Zungen. Bei der Trompete und anderen Blasinstrumenten schwingen keine eigentlichen Zungen mit freien Enden; es sind dort die Lippen des Bläsers, die als Polster gegeneinander (transversal zur Windrichtung) schwingen. Auch die Schwingungen im menschlichen Kehlkopf hat man als Polsterschwingungen angesehen, obwohl die dort schwingenden Elemente, die Glottis-Ränder, wohl eher ein Mittelding zwischen frei endigender Zunge und Polster darstellen, wie sich das auch in der kombinierten Schwingungsrichtung schräg nach außen und oben (s. p. 449) der Stimmlippen kundtut. In allen Fällen kommen intermittierende Luftstöße zustande, die das Ohr als Klang empfindet.

Wie nun liegen die besonderen Schwingungsvorgänge in der Vogelsyrinx, deren wichtigste und auch am häufigsten angewandte klangerzeugende Strukturen, wie gezeigt, die Membranae tympaniformes sind? Bei differenzierten Syrinxformen können diese Membranen funktionell auch durch andere vertreten werden; das angewandte akustische Prinzip ist das gleiche. Soweit die syringealen Membranen primär schwingungsfähig sind, wirken sie akustisch als membranöse Zungen mit aufgezwungener Elastizität. Der sie umgebende Luftdruck des claviculären Luftsacks versetzt sie in einen Spannungszustand; eine eigene Elastizität, die nach Art der Klarinettenzunge für ein periodisches Schwingen ausreicht, kommt den Membranen im allgemeinen nicht zu. Es sind derartige schwingungsfähige Strukturen weder bei den Reptilien noch bei den Säugern in dieser oder ähnlicher Ausbildung bekannt. Sie stellen akustisch eine besondere Variation des Zungenpfeifenprinzips dar; eine Variation insofern, als eine eigentliche frei endigende Zunge fehlt, wie sie Cuvier und andere Autoren in Art schwingender Falten oder Lippen annahmen.

Um der Frage nach den Schwingungsmöglichkeiten der Membranen nachzugehen, verfertigte ich mir in einfachster Form einige nach Art jener syringealen Membranen schwingende Membranmodelle, indem ich Kautschukschläuche mit seitlichen Oeffnungen versah und diese, stets unter möglichster Angleichung an das Vorbild der Vogelsyrinx, mit Gummimembranen bespannte. Das Anblasen einer solchen künstlichen Syrinx in der geschilderten Luftkammer brachte unter verschiedensten Versuchsbedingungen Ergebnisse, die auch auf die Schwingungsvorgänge der syringealen Membranen übertragen werden können.

Die Versuche zeigten, daß die Membranen in ihrer Wirkungsweise einem elastischen Polster vergleichbar sind, dessen Schwingungsrichtung transversal zu dem sie erregenden Luftstrom liegt. (Die bisherige Auffassung über schwingende Strukturen der Vogelsyrinx nahm ein Schwingen der „Stimmlippen" an, das in Richtung des Luftstroms oder auch, wie beim menschlichen Kehlkopf, in einer kombinierten Richtung seitlich schräg nach oben verläuft). Die Einwölbung der Modellmembranen durch den Luftdruck der Kammer könnte auch die Bezeichnung Membranpolster rechtfertigen. Beim Vogel ist diese Einwölbung zumeist aber nur sehr gering, und man spricht besser von Membranen mit aufgezwungener Schwingungselastizität.

Auch in der Syrinx des Truthahns, *Meleagris gallopavo* ♂ (vgl. p. 21; Abb. s. Stresemann *57* p. 615, nach Grützner 1879; *21*) beruht die Klangerzeugung auf entsprechenden Schwingungserscheinungen, wie mir ein gelegentlicher Einblick in den Syrinxbau eines frischtoten Vogels zeigte. Die Darstellung Grützners, nach der für die Lautgebung eine Faltenbildung der Membranen erforderlich sein soll, ist unhaltbar. Sie beruht auf der erwähnten älteren Auffassung, die Schwingungen von „Stimmlippen" auch beim Vogel annahm, und übersieht den Kernpunkt des physiologisch-akustischen Vorganges: die Abhängigkeit der Membranschwingung vom umgebenden Luftdruck.

Einer Nachuntersuchung unter gleichem Gesichtspunkt bedarf auch die Syrinx von *Crypturus variegatus*, die von Beebe (*4*) beschrieben ist; sie stellt einen offenbar noch differenzierteren Syrinxtyp dar als die des Truthuhns. Ueber die schwingenden Strukturen geben Beschreibungen und Abbildungen Beebes (s. auch Stresemann *57* p. 614) keine befriedigende Auskunft.

In ihrer akustischen Wirkungsweise lassen sich die syringealen Membranen mit Pauken- oder Trommelfellen nicht vergleichen; die bei diesen Instrumenten schwingenden Membranflächen rufen vermöge einer hohen Spannungselastizität bei Erregung den Ton selbst hervor.

Dem Prinzip der Zungenpfeife stehen diese Schwingungserscheinungen fern. Wegen der (wenig glücklichen) Bezeichnungen Paukenmembran für die Membranae tympaniformes (durch Cuvier) und Trommel (Tympanum) für den verfestigten syringealen Abschnitt der Trachea (vgl. p. 444) sei dies hier erwähnt.

Die schwingenden Membranen der Vogelsyrinx sind gewissen Spannungsänderungen unterworfen, die sich bei der Lautgebung vor allem in Abänderungen der Tonhöhe äußern, vielfach in sehr weitem akustischem Bereich. Bei Modellversuchen zeigte sich diese Tonhöhenänderung darin, daß bei gleichbleibenden Luftdruckverhältnissen und verstärkter Membranspannung auch die Tonhöhe steigt. Den schnelleren Ausschlägen der Membranfläche entspricht die Steigerung der Tonfrequenz. Bei den Modellen wie auch in der Vogelsyrinx schwingt bei verschieden hohen Tönen nicht immer die ganze Membranfläche. Vielmehr passen sich bestimmte Klänge in ihrem Schwingen auch bestimmten Bereichen der Membranfläche an. Von Klang zu Klang kann kann dieses sprunghaft vor sich gehen; der Klang bezw. die Stimme „springt über".

Beim Vogel werden derartige Aenderungen der Membranspannung durch die Syrinx- und Trachealmuskulatur bewirkt. Bei *Larus argentatus* dient der Musculus tracheo-bronchialis, auf dessen Lagebeziehungen zu den Syrinxelementen hingewiesen war, während der Lautgebung als Spanner der inneren Paukenmembranen. Gleichzeitig senkt sich durch die Kontraktion des Musculus sternotrachealis der untere Trachealabschnitt. Dadurch erfolgt eine Verengung des Bronchialrohres in Höhe der schwingenden Membranen, und es bildet sich eine Art Stimmspalt mit einer schwingungsfähigen Wand. Der Raum zwischen Membr. tymp. interna und dem ihr bei Phonationsstellung am nächsten gegenüberliegenden dritten Bronchialhalbring mißt bei *Larus argentatus* fast 2 mm bei einer Länge der Stimmöffnung von 8 mm. Weiter noch als bei *Larus* ist die Engenbildung bei *Accipiter gentilis* gediehen, dessen Stimmspalt bei einer Länge von 7 mm eine Weite von etwa 0,5 mm in Phonationsstellung und reichlich 2 mm in Ruhelage aufweist. Bei *Accipiter* und zahlreichen anderen Formen wird diese Verengung durch das Vorhandensein von Gewebspolstern, die eingangs beschrieben waren, begünstigt; sie liegen im Bronchialrohr den schwingenden Membranen gegenüber und haben in jener Verengung des Bronchialrohres ihre eigentliche physiologische Bedeutung. Bei den *Passeres*, wo diese Gewebsbildungen (Labien) besonders stark entwickelt sind, schreibt Wunderlich (1884; 71) ihnen die Funktion eines nach Art der

Glottisränder am menschlichen Kehlkopf schwingenden „äußeren Stimmbandes“ zu.

Akustisch ist diese Art Engenbildung insofern von Wert, als dadurch, wie Modellversuche bestätigen, ein leichteres Anblasen der Membranen bei geringerem Luftverbrauch erzielt wird. Bei Ruhelage der Syrinx streicht die ohnehin dann druck-schwächere Expirationsluft ungehemmt durch die Bronchien.

Abänderung der Membranspannung kann auch durch Variation des Luftdrucks innerhalb des Bronchus erreicht werden. Schon die Ausbildung einer stimmspaltähnlichen Verengung im Bereich der schwingenden Elemente führt zu einer Druckstauung. Der Vogel erreicht eine Verstärkung des Expirationsstroms durch erhöhten Druck der Atmungsmuskulatur auf die thorakalen und abdominalen Luftsäcke An frischtoten Vögeln, denen ich durch einen der abdominalen Luftsäcke Luft einblies und deren Syrinx ich so zum Anklingen brachte, war es eine durchgängige Erscheinung, daß bei Luftdruckerhöhung neben einer Zunahme der Lautstärke auch eine Tonerhöhung eintrat. Myers (1917; *36*) erzielte durch Einblasen von Luft in das Humerusdivertikel des Saccus clavicularis beim Haushahn gleiche Ergebnisse. Versuche an einer lebenden Gans (*Anser anser domesticus*), der ich den claviculären Luftsack öffnete und eine Kanüle (von 7 mm Weite) einband, zeigten, daß mit Verstärkung des Expirationsstroms eine entsprechende Luftdruckerhöhung im Luftsack Hand in Hand geht. Verstärkter Anblasedruck erhöht vor allem die Lautstärke, deren Steigerung sich in Modellversuchen in größerem Schwingungsausschlag der Membran zeigte; damit verbunden war zugleich auch eine Vergrößerung der schwingenden Fläche.

Wie die Lautstärke, so steht auch die Lautdauer eines vom Vogel hervorgebrachten Klanges in unmittelbarer Abhängigkeit vom Luftvorrat. Wie das System der Luftsäcke im einzelnen an der Klangerzeugung des Vogels beteiligt ist, darüber läßt sich mit Sicherheit nichts sagen. Auch der Lufthaushalt des Vogels bei der Lautgebung verdient Beachtung, nicht nur im Vergleich der einzelnen Formen untereinander, sondern auch in Beziehung zum Stimmorgan der Säuger. Ich selbst bin diesen Fragen nicht näher nachgegangen. Ihre Bearbeitung müßte, entsprechend den Einzeluntersuchungen über die Klangerzeugung selbst, möglichst verschiedene Vogelformen umfassen. Voraussetzung für sie ist freilich auch eine noch eingehendere Kenntnis der Atmungsphysiologie des Vogels, als wir sie bisher besitzen.

Von akustischer Bedeutung ist auch die in der Morphologie der *Larus*-Syrinx beschriebene straffere Einspannung des oberen Anteiles der Membr. tymp. interna in einen festen Rahmen. Dadurch wird, wie Modellversuche deutlich machten, bewirkt, daß der untere, weniger fest eingespannte Teil der Membranfläche dem auf sie einwirkenden Luftdruck stärker nachgibt als der obere. Es stellt sich damit bei der Lautgebung dem ausgeatmeten Luftstrom eine größere Angriffsfläche entgegen als einem etwa bei Phonationsstellung der Syrinx eingeatmeten Luftstrom. Diese besondere Einspannung der Membr. tymp. interna findet sich bei zahlreichen anderen Syrinxformen wieder und gibt einen Hinweis auf die Funktion der Vogelsyrinx als eines im allgemeinen nur bei Expiration wirksamen klangerzeugenden Apparates.

Inspiratorische Phonation ist bei Vögeln, deren Syrinxbau und Stimmphysiologie in ihren Grundzügen den bei *Larus* gezeigten einfachen Verhältnissen gleichen, nicht recht vorstellbar. Auch Beobachtungen am lebenden Vogel geben keine Anhaltspunkte für eine entsprechende Annahme. In allgemeiner Anwendung auf die Vogelstimme sagt freilich Gröbbels (*20* p. 232) über Ein- und Ausatmung: „In beiden Fällen ist eine Stimmerzeugung möglich, wie das Experiment und die Beobachtung der Vögel in der Natur lehren.“ Ueber Versuche und Beobachtungen selbst ist jedoch nichts gesagt, und jeder Beleg für diese Angabe fehlt.

Lautgebung bei Inspiration macht erforderlich, daß beim Vogel während der Einatmung der erhöhte Luftdruck im claviculären Luftsack aufrecht erhalten werden könnte. Es bleibt zu untersuchen, bei welchen Formen die Voraussetzungen dafür gegeben sind. Von Trail (1826; *61*) ist auf Grund von Beobachtungen an rufenden Trompetervögeln (*Psophia*) darauf hingewiesen, daß bei den Lautäußerungen dieser Vögel inspiratorische Phonation stattfinden müsse. Auch bei Brehm (*5* p. 194) findet sich eine entsprechende Angabe. Wiederholte Beobachtungen an je einem Stück von *Psophia viridis* und *Psophia leucoptera* im Berliner Zoolog. Garten bestärkten auch mich in dieser Annahme. Bei der ersten Art ist der Verlauf der Lautäußerung etwa folgender: Zunächst einige knurrende Laute, die meist den eigentlichen Summlauten vorausgehen; sodann bei geschlossenem (oder kaum geöffnetem?) Schnabel und langsamen Aufblähen des ganzen Körpers (ausschließlich Hals) ein ansteigender Summklang, der bei einer bestimmten Höhe (und bei offenbar maximaler Aufblähung) absetzt, um sodann bei gleichzeitigem Abschwellen des Körpers und geöffnetem Schnabel wieder abzusinken.

Für die besondere Art der Lautgebung sind von Trail (*61*) und Pöppig (*43*) angebliche spaltförmige Oeffnungen in der Membrana tympaniformis interna (von *Psophia crepitans*) verantwortlich gemacht worden, die jedoch später von Beddard (*3*) in Frage gestellt sind. Eine von mir vorgenommene Untersuchung an einem Weibchen von *Psophia viridis*, auf das sich auch die oben geschilderten Lautäußerungen beziehen, hatte folgendes Ergebnis: Die Syrinx zeigt einen recht einfachen Aufbau; als schwingende Membranen wirken die sehr feinhäutigen Membranae tymp. internae, die sich unter Verjüngung bis zur Lunge hinab erstrecken. Irgendwelche Sonderausbildungen (etwa in Gestalt von „spaltförmigen Oeffnungen") fehlen. Eine Membrana tymp. externa ist (wie bei *Larus argentatus*) nur angedeutet. Vor Oeffnung des Körpers ergab Einblasen in die Trachea und darauf folgendes Wiederauspressen der Luft durch Druck auf Bauch und Brust des Vogels typische Lautklänge, die man als Zetern bezeichnen kann. Die gleichen Klänge ergaben sich auch bei Einblasen in den Brustmuskelausläufer des claviculären Luftsacks. Das Einblasen in die Trachea ergab selbst keinen Klang. Wenn die Beobachtung des Einatmens während der Lautgebung zutrifft, müssen im Bereich des claviculären Luftsacks besondere Anpassungen für inspiratorische Phonation vorhanden sein. Entsprechende Untersuchungen stehen noch aus; bei dem mir vorliegenden Vogel scheiterten sie an starker Aspergillose, die das ganze Luftsacksystem durchzog.

Auch bei vielen Oscines kommt man ohne die Annahme einer Klangerzeugung bei Einatmung kaum aus, vor allem, wenn man die hohe Atmungsfrequenz der Vögel berücksichtigt; das minutenlange Schwirren des Heuschreckenrohrsängers (*Locustella naevia*) sei nur als Beispiel genannt. Auch hier erscheinen Einzelbearbeitungen erfolgversprechend, sobald über die Atmungsphysiologie der Vögel im allgemeinen wie über die der einzelnen Formen abschließendere Ergebnisse erzielt sind.

Der Tatsache, daß die Vogelsyrinx in ihrer allgemeinen Form aus zwei morphologisch selbständigen Teilen, im einfachsten Fall aus zwei Bronchien mit je einer schwingenden Membran besteht, und damit gleichsam einen doppelten Stimmapparat darstellt, ist von einigen Autoren besondere Beachtung zugewandt worden. Bei der Behandlung der Trachea als Ansatzrohr des Vogelstimmorgans komme ich darauf zurück.

2. Morphologische Differenzierung des normalen Syrinxtyps.

In der Erkenntnis, daß im Stimmorgan der Vögel allein die syringealen Membranen die primär schwingenden und damit klangerzeugenden Strukturen darstellen, betrachten wir auch die morphologische Ausbildung aller differenzierten Syrinxformen zunächst unter diesem Gesichtspunkt. Eine Differenzierung der Syrinx durch Weiterentwicklung der syringealen Muskulatur und Innervierung, wie sie in auffälligster Weise bei den *Passeres* und *Psittaci* verwirklicht ist, hat eine weitgehende Bereicherung des „Klangschatzes", eine Zunahme der klanglichen Möglichkeiten zur Folge. (*Oscines*! „Sprechende" Papageien und *Passeres*!). Das verstärkte Mitwirken psychischer Faktoren bei der Ausbildung der einzelnen Laute erschwert aber eine physiologisch-akustische Bearbeitung des Stimmorgans dieser Formen ungemein; vor allem treten hier die aus der Morphologie des Stimmorgans unmittelbar ablesbaren akustischen Bedingungen sehr in den Hintergrund.

Obwohl gewisse Syrinxformen sich in ihren Grundzügen wiederholen, ist doch im Zusammenhang mit der Entwicklung der arteigentümlichen Vogellaute die Ausbildung der syringealen Membranen überaus mannigfaltig. Ich beschränke mich hier auf einen Ueberblick über einige besonders kennzeichnende Formen, ohne deren physiologische und akustische Funktion im einzelnen immer angeben zu können. Allein aus dem morphologischen Aufbau der Syrinx Schlußfolgerungen auf die Lautklänge der betreffenden Vögel zu ziehen, ist nicht angängig; jede Form ist hinsichtlich ihrer Stimmphysiologie und Akustik gesondert zu behandeln.

a) Entwicklung äußerer Membranae tympaniformes.

Zu den inneren syringealen Membranen (M. tymp. int.), die als Grundform aller Syrinxmembranen aufzufassen sind, treten bei zahlreichen Syrinxformen äußere Membranen (M. tymp. externae) hinzu (vgl. p. 444), die einen sehr verschiedenen funktionellen Wert einnehmen können. In der Syrinx von *Larus argentatus* und anderen Syrinxformen sind sie als solche zwar ausgebildet, ohne aber selbst primär schwingungsfähig zu sein (Abb. 2).

Beim Kranich (*Grus grus*) erstreckt sich die äußere Paukenmembran (M. t. externa) über die beiden interannulären Membranen zwischen dem dritten und fünften Bronchialhalbring (Abb. 5); der vierte Halbring ist gegen die ihm benachbarten Ringe stark zurück-

gebildet und liegt flach in die Membran eingebettet. Die Membran hat also eine Vergrößerung erfahren, die sich funktionell darin auswirkt, daß sie zusammen mit der inneren Paukenmembran als selbständig (primär) schwingendes Gebilde auftritt. Mit dieser Entwicklung läuft die Ausbildung eines sehr engen Stimmspaltes parallel; er mißt beim

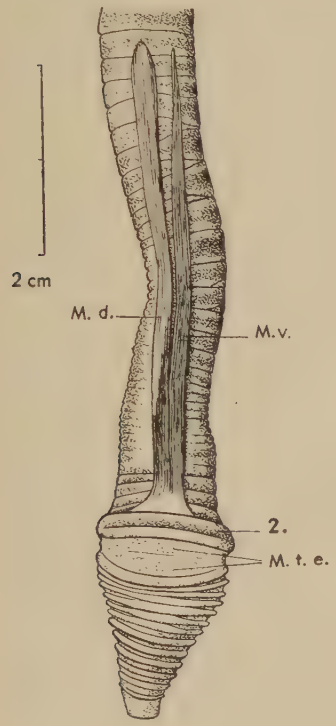

Abb. 5.

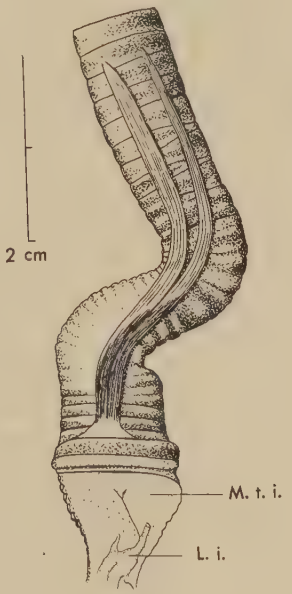

Abb. 6.

Abb. 5. *Grus grus* (Kranich). Rechte Seite des unteren Trachealabschnitts und der Syrinx; M. t. e. = Membrana tympaniformis externa; 2. = 2. Bronchialhalbring; M. v. und M. d. = Rechter Musculus bronchotrachealis ventrolateralis und dorsolateralis.

Abb. 6. Unterer Trachealabschnitt kontrahiert. Der rechte Bronchus ist abgeschnitten, so daß die linke Membrana tympaniformis interna (M. t. i.) sichtbar ist. L. i. = Ligamentum interbronchiale.

Kranich in jedem Bronchus 12 mm in der Länge bei einer Breite von nur etwa 1 mm. Die Membrana interna nimmt noch die gesamte mediane Wand des Bronchus ein (Abb. 6). Dem entspricht auch ein weites Foramen interbronchiale, das in eigenartiger Weise von zwei feinen und straffen Gewebsfäden durchquert wird, die von der Mitte

des inneren Randes des Bronchidesmus jederseits etwa zum Mittelpunkt der breiten inneren Paukenmembranen hinüberziehen (Abb. 7). In Hinsicht auf die Schwingungsbeziehungen beider syringealer Hälften (vgl. unten) sind diese Querverbindungen zwischen beiden Membranen beachtenswert. — Der rechte Bronchus umfaßt 17, der linke nur 15 Halbringe; trotzdem lag bei dem von mir untersuchten Vogel die Syrinxmitte genau median.

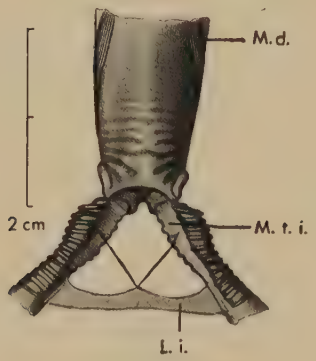

Abb. 7. *Grus grus.* Dorsalansicht der Syrinx.

Für die Spannungsänderung der syringealen Membranen ist beim gemeinen Kranich (ähnlich auch bei *Anthropoides virgo*) der untere Trachealabschnitt in eigentümlicher Weise ausgebildet. Während üblicherweise dieser Abschnitt bei Kontraktion des Musculus sternotrachealis in sich verkürzbar ist, bildet der gleiche Abschnitt beim Kranich unter gleichen Bedingungen je einen dorsalen und ventralen Knick (Abb. 6). Die Trachealringe sind entsprechend vorgebildet: wie im Bereich des 9. bis 12. Ringes nur eine dorsale Durchbeugung möglich ist, so läßt sich die Trachea im Bereich des 22. bis 25. Ringes nur ventral durchbiegen. Schon in der Normallage liegt der untere Trachealabschnitt leicht eingewinkelt (Abb. 5); er umfaßt etwa 31 Trachealringe, die im Gegensatz zur oberen Trachea (14 Ringe auf 30 mm) sehr schmal ausgebildet sind (31 Ringe auf 30 mm). Der Sinn dieser Vorrichtung ist offenbar der gleiche wie bei normalen Tracheaformen: ein Heben der Syrinx als Antagonismus gegenüber der Funktion der Sternotrachealmuskeln, bei deren Kontraktion die Trachea gesenkt wird. — Die Musculi sternotracheales inserieren am 45. Trachealring.

Eine besondere Ausbildung, die jenen Beugungsmöglichkeiten und Beugungshemmungen im unteren Trachealabschnitt entspricht, haben die tracheobronchialen Muskeln erfahren; sie sind beiderseits in zwei selbständige Stränge aufgeteilt; beide entspringen im Bereich des 37. bis 39. Trachealrings und ziehen zum verstärkten zweiten Bronchialhalbring hinab, mit dem sie durch kräftige Fascien verbunden sind. Der dorsolaterale Muskelstrang (M. tracheo-bronchialis dorsolateralis) bewirkt die ventrale Durchbeugung der Trachea und zieht über eine recht deutlich ausgeprägte seitliche Kante des Trachealrohrs zur ventrolateralen Ansatz-

stelle seines Partners (M. tracheobr. ventrolateralis) hinab, der die dorsale Durchbeugung kurz oberhalb der Syrinx besorgt.

Bei der Gans (*Anser anser domesticus*) ist die Entwicklung der Membrana tymp. externa soweit gediehen, daß sich innere und äußere Paukenmembran nach Struktur und schwingender Fläche

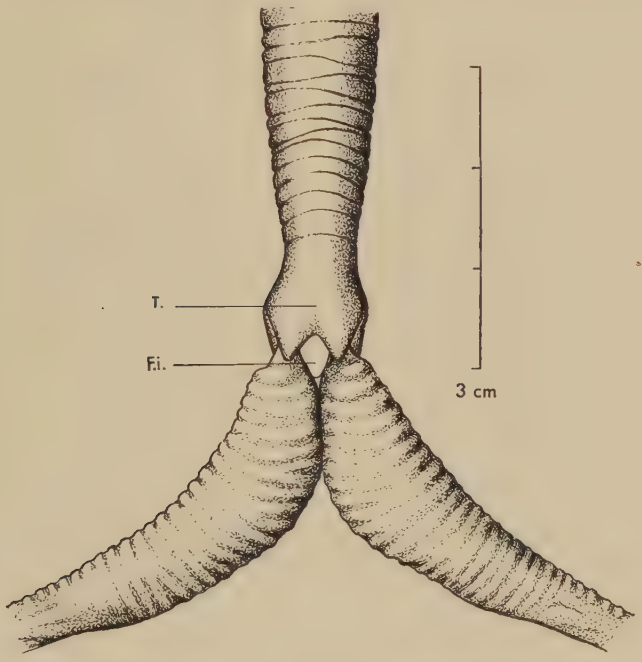

Abb. 8. *Anser anser* (*domesticus*). Syrinx und Bronchien in Ventralansicht. T = tracheale Trommel; F. i. = Foramen interbronchiale.

annähernd gleich sind, so daß zwei funktionell gleichwertige Membranpaare vorhanden sind; jedes von beiden bildet einen schmalen Stimmspalt von etwa 1×11 mm (Abb. 8, 9 und 10). Die Einspannung der Membranen durch die umgebenden knöchernen Syrinxelemente kann bei alten Gänsen so straff sein, daß die Syrinx auch ohne einen umgebenden Luftüberdruck (des Luftsacks oder der Glaskammer) anklingt und einen kräftigen Klang hervorruft. (Für Klangfarbe und Tonhöhe der Lautklänge ist die Einwirkung des Luftdrucks im Saccus clavicularis trotzdem noch von wesentlicher Bedeutung). Die akustische Funktion der Gänse-Syxrinx ist in diesem besonderen Fall unmittelbar mit den Schwingungsvorgängen der Zungen

einer Oboe (s. p. 454) vergleichbar. In welchem Alter diese Eigenspannung der syringealen Membranen weit genug vorgeschritten ist und ob sie in beiden Geschlechtern gleichzeitig auftritt, ist an größeren Vergleichsmaterial noch genauer nachzuprüfen. Bei Gänsen unter 1 Jahr ist die Membranspannung wohl mit Sicherheit noch zu gering.

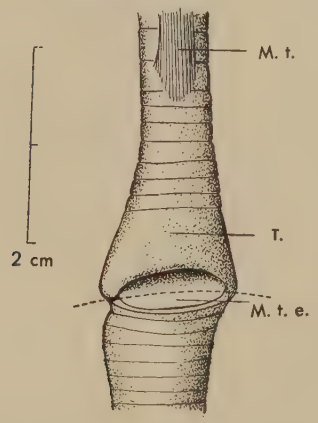

Abb. 9.

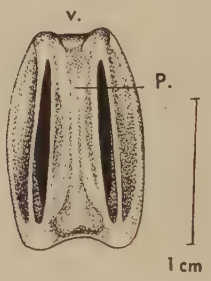

Abb. 10.

Abb. 9. *Anser anser* (*domesticus*) Rechte Seite der Syrinx; M. t. = Musculus tracheolateralis; T. = Tracheale Trommel; M. t. e. = rechte Membrana tympaniformis externa. Die gestrichelte Linie gibt die Schnittebene für Abb. 10 an.

Abb. 10. Stimmspalte der Gänsesyrinx, Bronchien in Höhe der Membranae tympaniformes durchschnitten (s. Abb. 9). P. = Pessulus; v. = Ventralseite.

Einer (lebenden) 5 Monate alten Gans (♀) öffnete ich den vorderen Luftsack (S. clavicularis) und führte in diesen, wie schon erwähnt, eine 7 mm weite Trachealkanüle ein; trotzdem setzte die Klangerzeugung noch nicht aus. Die Klänge waren jedoch plötzlich „heiser", jedenfalls sehr viel weniger laut und schmetternd als zuvor. Während der einzelnen Schreie der Gans stieß jeweils ein kräftiger Luftstrom durch die Kanüle nach außen (vgl. p. 457); augenscheinlich war die gewählte Oeffnung noch zu eng, um ein völliges Versagen der Klangerzeugung zu erreichen. Der Versuch ist mit Kanülen größerer Weite, die mir damals nicht zur Verfügung standen, zu wiederholen.

Auch die Syrinx vom Haushuhn (*Gallus gallus domesticus*) hat zwei stimmspaltähnliche Verengungen (2 Paare Membranae tympaniformes); die beiden äußeren Membranen (M. t. externae) setzen sich jedoch beiderseits cranial fort, indem der untere Abschnitt der Trachea membranös ausgebildet ist; die 4 bis 5 unteren Trachealringe sind stark

rückgebildet und der Membran als schmale Knorpelreste frei eingelagert (s. Abb. 11 und Frontalschnitt, Abb. 12 nach Myers 1917; *36*). Der auf diese Weise umgebildete untere Trachealabschnitt stellt eine Vergrößerung der syringealen Membranfläche dar. Das cranial anschließende eigentliche Trachealrohr ist in seinem unteren Abschnitt fest verknöchert und stark dorsoventral ausgezogen; dadurch erhält auch

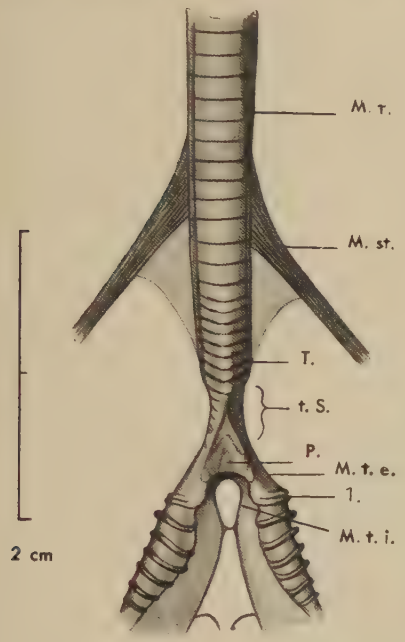

Abb. 11.

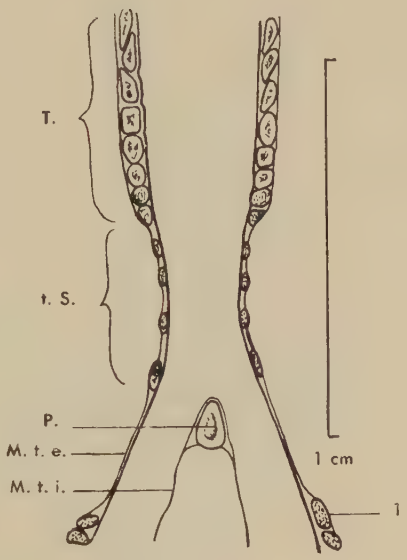

Abb. 12.

Abb. 11. *Gallus gallus domesticus.* Syrinx in Ventralansicht. M. t. = Musculus tracheolateralis; M. st. = Musculus sternotrachealis; T. = fest verknöchertes unteres Trachealrohr (Trommel); t. S. = trachealer Anteil der Syrinxmembranen (mit eingelagerten knorpeligen Ringresten); P. = Pessulus; M. t. e. und M. t. i. = äußere und innere Membrana tympaniformis; 1. = 1. Bronchialring.

Abb. 12. *Gallus gallus domesticus.* Frontalschnitt durch die Syrinx (nach Myers 1917; *36*).

jener tracheale Anteil der Syrinx einen verschmälerten, stimmspaltähnlichen Querschnitt und wirkt zusammen mit den äußeren Membranae tympaniformes als einheitliches, primär schwingungsfähiges System. [Ausführliche morphologische und ontogenetische Behandlung des Stimmorgans von *Gallus g. domesticus* s. bei Myers, (*36*) und Tymms, (*65*). Abbildungen der Syrinx auch bei Teresa (*60*, p. 61)].

In der Syrinx des Singschwans (*Cygnus cygnus*) fehlen beide inneren Membranae typaniformes; die medialen Wände der Bronchien legen sich eng aneinander bis kurz unterhalb der Syrinx; dort vereinigen sich beide Bronchialrohre zum gemeinsamen Stimmspalt, der aus den beiden äußeren Paukenmembranen gebildet ist. Diese Membranen, von denen in Abb. 13 die Außenwand der linken und (im Ausschnitt) die Innenwand der rechten sichtbar sind, erstrecken

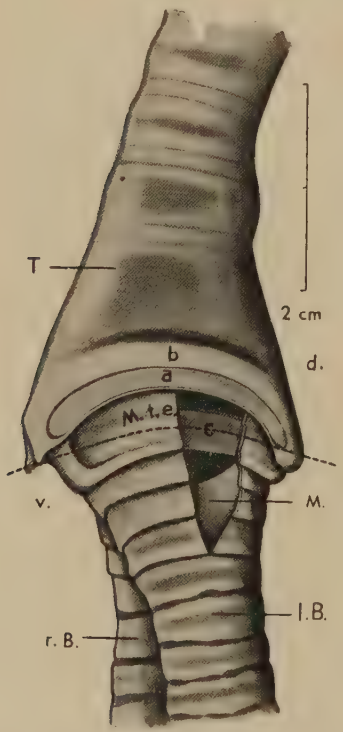

Abb. 13. *Cygnus cygnus* (♂). Linke Seitenansicht der Syrinx (mit ausgeschnittener linker Bronchienwand); T = tracheale Trommel; M. t. e. = Membrana tympaniformis externa; M = verwachsene mediane Wand des linken (l. Br.) und rechten Bronchus (r. Br.). Die gestrichelte Linie bedeutet die Schnittfläche bei transversaler Durchschneidung der Syrinx (vgl. Abb. 14 und 15); v = ventral; d = dorsal; a, b und c siehe Text.

sich zur Trachea hin bis an den unteren Rand (b) der knöchernen Syrinxtrommel (T.); sie sind also in Abb. 13 durch die Membran a, der bei der Klangerzeugung keine funktionelle Bedeutung zukommt, teilweise verdeckt. Beide Paukenmembranen zeigen eine auffällige stimmbandartige Querverstärkung c, die gegenüber dem höher gelegenen feinhäutigen Anteil der Membran auch durch eine eigentümliche Rippelstruktur hervorgehoben ist (Abb. 14).

Beim Höckerschwan (*Cygnus olor*) ist die Syrinx in gänzlich anderer Weise ansgebildet. Bronchialrohre, wie sie beim Singschwan

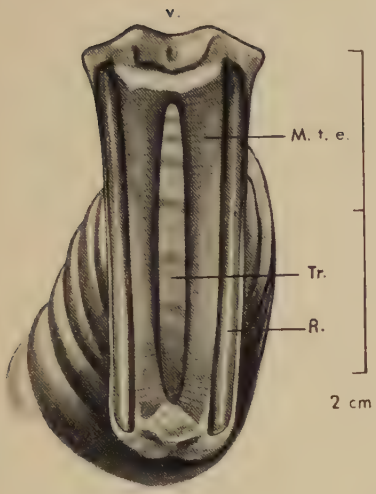

Abb. 14. *Cygnus cygnus.*
Ansicht des Stimmspalts gegen die Trachea hin (nach Durchschneidung der Syrinx; vgl. Abb. 13).
M. t. e. = (Membrana tympaniformis externa). Innere Seite des „Stimmbandes".
Tr. = Trachealraum.
R. = Raum zwischen oberer Membrana tympaniformis und der Membran a, vgl. Abb. 13 und Text.

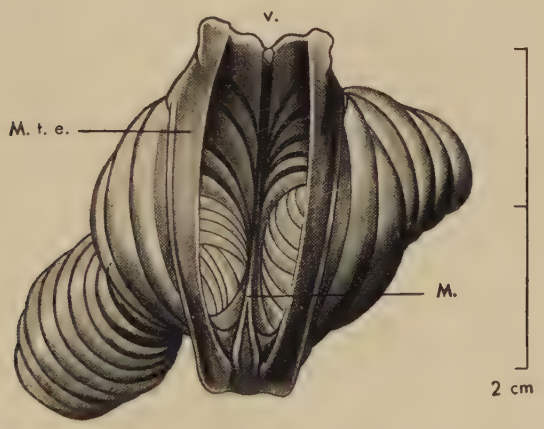

Abb. 15. *Cygnus cygnus*; zu Abb. 14: Die verwachsenen Bronchialrohre nach Durchschneidung der Syrinx: M = verwachsene mediane Wand beider Bronchien; M. t. e. = Außenseite der Membrana tymp. externa.

entwickelt sind, fehlen; als schwingende Membran dienen nicht die äußeren, sondern die inneren Paukenhäute, die zu einer einzigen großen Membranfläche umgewandelt sind. Ein Pessulus fehlt wie beim Singschwan. Die Syrinx von *Cygnus melanocoryphus* zeigt zwei auffallend weit ausladende, ebenfalls kurze Bronchien; die kleinen inneren Paukenmembranen (M. tymp. int.) sind durch einen kräftigen Pessulus voneinander getrennt (Präparat Sammlung Heinroth). —

Trachealschlingen fehlen bei dieser Form ebenso wie beim Höckerschwan.

Die Stimmorgane der einzelnen Schwanenarten sind also auch in systematischer Hinsicht beachtenswert und bedürfen in Beziehung auf die Lautäußerungen der einzelnen Formen einer zusammenfassenden Bearbeitung. Ueber die Syrinx von *Cygnus olor* fand ich im Schrifttum lediglich eine kurze Notiz bei Schneider 1787 (*55* p. 207), die ebenfalls das Fehlen des Pessulus hervorhebt. Die Syrinx des Singschwans ist nach Schneider (p. 213) von Bartholin 1668 mit dem Mundstück einer Oboe verglichen worden; seitdem fehlt anscheinend jede Angabe über diese eigentümliche Syrinxform. Die Ausbildung nur eines Stimmspalts unter Wegfall der inneren Membranae tympaniformes und des Pessulus findet sich außer beim Singschwan nur bei den Papageien, wo sie ganz allgemein auftritt. Vgl. hierzu Denker (1907), der den Syrinxbau von *Amazona aestiva* (Abb. s. *12* p. 42) und *Psittacus erythacus* einer genaueren morphologischen Bearbeitung unterzogen hat. Das Zustandekommen der sehr modulationsfähigen Lautklänge der Papageien ist durch ein differenziertes syringeales Muskelsystem ermöglicht (das den Schwänen fehlt).

b) Verlagerung der schwingenden Membranen.

Die Unterscheidung primär und sekundär schwingender Membranen allein nach dem morphologischen Bilde stößt bei vielen spezialisierten Syrinxtypen auf Schwierigkeiten. So ist beim Klunkeribis, *Bostrychia carunculata* (Abb. 16 und 17) der syringeale Bereich von Trachea und Bronchien dorsal zu einer einzigen großen Membranfläche umgebildet, die sich auch ringsum auf die Ventralseite fortsetzt; ein Pessulus fehlt; auf der Ventralseite ist außerdem noch eine besondere tracheale Membran vorhanden; sie ist gegen die Bronchien hin von einem aus drei trachealen Halbringen gebildeten Rahmen eingefaßt, an dem die Trachealmuskeln (M. tracheosyringeales) ansetzen.

Sehr eigenartige Membrananlagen zeigen sich im Trachealabschnitt einiger neuweltlicher Familien der Passeres (Abb. *Thamnophilus punctatus* und *Furnarius rufus*, s. Stresemann *57* p. 618, nach J. Müller 1847; *34*), die von Joh. Müller danach als tracheophone Passeres benannt sind. Ich untersuchte den Syrinxbau des zu den Dendrocolaptiden gehörigen *Lepidocolaptes fuscus tenuirostris* Licht. (Alkoholpräp. Zool. Museum Berlin). Der syringeale Abschnitt der Trachea ist stark dorsoventral abgeplattet und mißt etwa 3 mm in der Breite und 1 mm in der

Tiefe. Die großen Trachealmembranen sind lediglich die Vorder- und Rückseite eines trachealen Membranschlauches, der den bronchialen Abschnitt der Syrinx mit dem eigentlichen (knöchernen) Trachealrohr verbindet und beiderseits von den drei oberen (syringealen) Bronchialhalbringen und einem besonderen „Stimmknochen" eingefaßt wird. Die dorsale Membran ist von 8, die ventrale von 7 freiliegenden feinen Knochenspangen durchzogen; an den lateralen Seiten des Membranschlauches fehlen diese Versteifungen; sie sind nur dort ausgebildet,

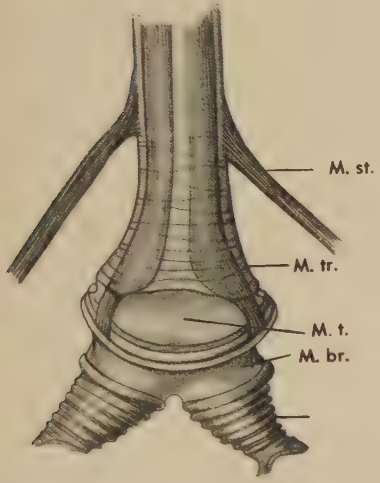

Abb. 16.

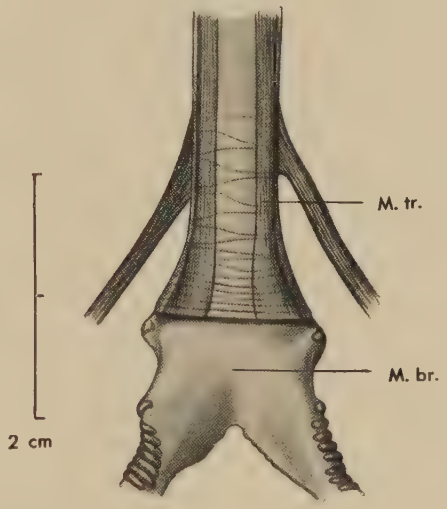

Abb. 17.

Abb. 16. *Bostrychia carunculata.* Ventralansicht der Syrinx. M. st. = Musculus sternotrachealis; M. tr. = Musculus tracheolateralis ventralis (seu M. tracheosyringealis ventralis); M. t. = Membrana trachealis; M. br. = Membrana bronchotrachealis.

Abb. 17. *Bostrychia carunculata.* Dorsalseite der Syrinx. M. tr. = Musculus tracheosyringealis dorsalis; M. br. = Membrana bronchotrachealis.

wo die Membran (ventral und dorsal) offenliegt. Die drei ersten Bronchialhalbringe und der Stimmknochen, die beiderseits als einheitliches Ganzes fest aneinandergefügt liegen, sind durch zwei kräftige Muskelpaare, die Musculi vocales, mit dem festen Trachealrohr verbunden; diese Muskeln bewirken die Spannungsänderungen der trachealen Membranen; sie sind selbständig gewordene Abschnitte der trachealen Seitenmuskeln (M. tracheolaterales) und entspringen beiderseits in Höhe des 4. knöchernen Trachealrings, um von dort als geteilte Muskelstränge

zu den ventralen und dorsalen Muskelfortsätzen der beiden Stimmknochen hinüberzuziehen.

Ueber die Verteilung der knöchernen und membranösen Baubestandteile geben im einzelnen die Abb. 18 und 19 ein hinreichend verläßliches Bild. Auffällig ist vor allem die beiderseitige Ausbildung des Stimmknochens. Er ist in seinem unteren Drittel seitlich den

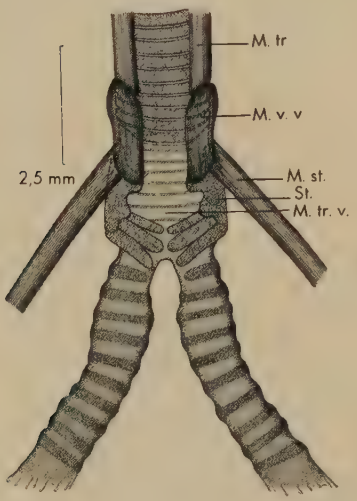

Abb. 18.

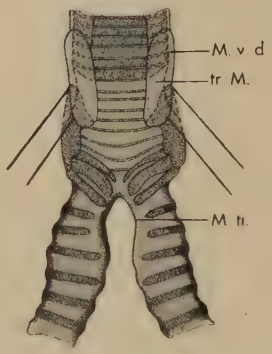

Abb. 19.

Abb. 18. *Lepidocolaptes fuscus tenuirostris* Licht. Ventralansicht von Syrinx und Bronchien; M. tr. = Musculus tracheolateralis; M. v. v. = Musculus vocalis ventrolateralis; M. st. = Musculus sternotrachealis; St. = Stimmknochen; M. tr. v. = Membrana trachealis ventralis.

Abb. 19. Dorsalansicht; die Muskeln sind hier nicht schraffiert, um die Membranen mehr hervortreten zu lassen; M. v. d. = Musculus vocalis dorsolateralis; M. t. i. = Membrana tympaniformis interna; tr. M. = trachealer Membranschlauch.

ersten beiden Bronchialbögen aufgelagert und im mittleren Abschnitt auch mit dem trachealen Membranschlauch leicht bindegewebig verbunden. Das obere, freie Ende des Stimmknochens wirkt gleichsam als Hebel; an ihm setzt der Sternotrachealmuskel an, dessen Kontraktion eine Straffung der trachealen Membranen bewirkt.

Augenscheinlich kommt diesen ventralen und dorsalen Membranen die Hauptrolle bei der Klangerzeugung zu. Im bronchialen Bereich der Syrinx sind auch innere Membranae tympaniformes ausgebildet; ob aber auch diese sich als primär schwingende Strukturen auswirken,

bleibt fraglich. Die Klangerzeugung im tracheophonen Syrinxtyp ist wie die in normalen Syrinxformen nur unter der Voraussetzung möglich, daß der umgebende Luftdruck des claviculären Luftsacks eine ausreichende Schwingungselastizität herstellt. Die Stimmen der tracheophonen Passeres (*Thamnophilus* u. a.) sind nach Joh. Müller laut und geräuschvoll. „Man darf bei keinem Vogel mit tracheophonem Stimmorgan klangvolle Stimmen erwarten, wozu in diesem Bau keine Mittel vorhanden sind. Ich habe bei wiederholter Sektion dieser Kehlköpfe nie besondere Stimmbänder vorgefunden, und alle ihre Mittel reduzieren sich auf die Schwingungen des häutigen Teiles der Luftröhre, deren Wände durch die Wirkung der Muskeln gefaltet und durch den Luftstrom in Schwingung versetzt werden" (Joh. Müller; *34* p. 44). Diese Angaben zeigen nicht nur die damalige Auffassung über die Klangerzeugung im Vogelstimmorgan („schwingende Falten", vgl. p. 448); sie sind auch in Hinsicht auf die Annahme, daß für klangvolle Vogelstimmen „Stimmbänder" (vgl. p. 446 ff.) nötig seien, bemerkenswert. Die wenig klangvollen Laute vieler tracheophoner Passeres mögen trotzdem auf die breitflächige Ausbildung der trachealen Membranen zurückzuführen sein. Eine Neubearbeitung dieser Gruppe hat bei den einzelnen Formen die (wenig bekannten) Lautäußerungen jener Vögel in ihren Beziehungen zur Morphologie des Stimmorgans zu untersuchen.

Eine Ausbildung trachealer Membranen zu primär schwingungsfähigen Syrinxelementen liegt offenbar auch beim Rebhuhn (*Perdix perdix*) vor, in dessen weiteren Luftröhrenabschnitt drei ventrale Membranfenster eingelassen sind; diese nehmen die ganze Breite der Trachea ein und verhalten sich in ihren medianen Ausmaßen etwa wie 1 : 2 : 4; die größte Membran liegt dabei den Bronchien am nächsten. (Abbildung und Beschreibung der Syrinx, die freilich noch einer Nachbearbeitung bedarf, s. Wunderlich *71* p. 57.)

Im Gegensatz zu den trachealen Membranen der hier genannten Formen („Syrinx trachealis" nach Joh. Müller) und der üblichen Syrinxausbildung im Bereich der Bronchiengabelung („Syrinx bronchotrachealis") kann das Auftreten primär schwingungsfähiger Membranen auch allein auf die Bronchien beschränkt sein („Syrinx bronchialis"), wie bei *Steatornis* (vgl. *33* p. 7; Abb. s. Stresemann, *57* p. 188, nach Garrod). Schließlich kann auch die Uebergangsstelle der Bronchien in die Lungen als schwingende Membran ausgebildet sein, wie die hier folgenden Untersuchungen über das Stimmorgan der großen Steißfußarten, des Rothalstauchers (*Podiceps griseigena*) und des Haubentauchers (*Podiceps cristatus*) ergaben.

Während bisher über das Stimmorgan des Haubentauchers nur eine kurze Bemerkung aus dem Jahre 1786 (J. G. Schneider 55) vorliegt, ist der Rothalstaucher, und zwar dessen amerikanische Form (*Podiceps griseigena holboelli*) von Maynard (1928; 31) einer eingehenden Bearbeitung unterzogen worden. Meinen Untersuchungen standen beide Arten zur Verfügung. Nach der Schilderung Maynards fehlen im Stimmorgan des Rothalstauchers eigentliche syringeale Membranen. Sowohl die Bronchien wie der untere Trachealabschnitt sind fest verknöchert, und als klangerzeugender Teil des Stimmorgans wirkt angeblich das in seiner oberen Hälfte stark dorsoventral abgeflachte und auffallend weich- und dünnwandige Trachealrohr: „. . . we find in the thin walls of the upper trachea, ample vibratory organs capable of producing the cries uttered by these Grebes" (Maynard p. 318).

Diesen Angaben stehen meine eigenen Untersuchungen gegenüber: eine Klangerzeugung im oberen Bereich des Trachealrohres, also außerhalb des claviculären Luftsacks, ist nicht recht vorstellbar; außerdem erscheint auch die Trachealwandung ihrem Aufbau noch als klangerzeugendes Organ kaum geeignet. An einem frischtoten Haubentaucher und später auch an einem Rothalstaucher erzielte ich durch Einblasen von Luft in einen der abdominalen Luftsäcke (oder auch nach Lufteinblasen durch die Trachea und darauffolgendem Druck auf den Körper) laute und meist etwas rauhe Klänge vom Charakter der für die beiden Arten typischen Lautklänge. Auch nachdem ich die Luftröhre kurz oberhalb ihres Austritts aus dem claviculären Luftraum durchschnitten hatte, war die Klangerzeugung die gleiche; die Klänge lagen lediglich etwas höher im Ton und waren auch in ihrer Klangfarbe ein wenig verändert. Mit diesem einfachen Versuch war jedoch der Beweis erbracht, daß die Klangerzeugung allein im bronchialen oder bronchotrachealen Bereich des Stimmorgans ihren Sitz haben konnte. Die weitere morphologische Untersuchung ergab folgendes Bild:

Podiceps griseigena griseigena: zwischen den beiden Geschlechtern treten im Bau des Stimmorgans keine wesentlichen Unterschiede auf. Die Trachea liegt rechts am Halse und ist bis auf das untere Siebentel, das frei liegt, durch Bindegewebe mit der Schlundröhre verbunden; sie umfaßt etwa 170 Trachealringe bei einer Länge von etwa 190 mm. Seine größte Weite erreicht das Trachealrohr im unteren zweiten Fünftel (7 × 7,5 mm); kurz oberhalb der Bronchiengabelung mißt die lichte Weite 3,5 × 4 mm, während in den oberen drei Fünfteln, die im Gegensatz zu den unteren verknöcherten Abschnitten dorsoventral abgeflacht und sehr weich- und dünnwandig ausgebildet sind, die Weite

auf 3,5 × 7 mm ansteigt. Diese verschieden starke Verfestigung und Weite des Trachealrohres hängt (wie vermutlich auch in anderen Fällen, vgl. *Anser* p. 517, *Phoenicopterus* p. 512 u. a.) anscheinend von den Bewegungsmöglichkeiten der Halswirbelsäule ab. (Der verstärkte Luftröhrenabschnitt liegt dem stark rückwärts beugbaren Bereich der Halswirbelsäule an.) In Höhe des 15. Trachealrings inseriert ventral und median ein Paar kräftiger sternotrachealer Muskeln; je ein trachealer Seitenmuskel zieht beiderseits in ganzer Länge bis zum 3. Trachealring hinab. Die unteren 10 Trachealringe sind miteinander verwachsen, während die übrigen leicht gegeneinander beweglich sind. Mit den drei unteren Ringen, die ineinander verschmolzen sind, ist auch der erste Bronchialhalbring zu einer einheitlichen Trachealtrommel verwachsen.

Auch die Bronchien (Abb. 20) sind verknöchert; selbst die inneren Membranae tympaniformes, die offenbar beim jungen Vogel (vgl. *Podiceps cristatus*) noch membranös ausgebildet sind, stellen eine

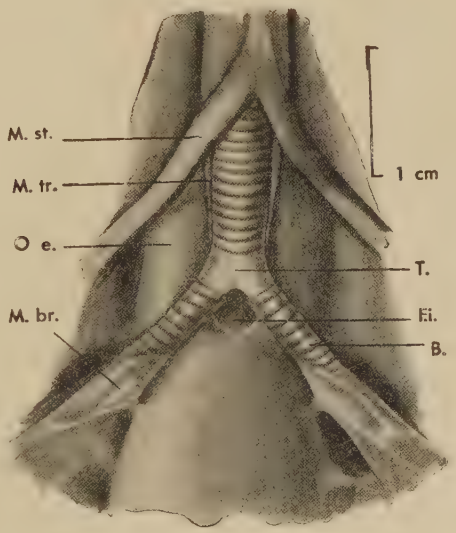

Abb. 20.
Podiceps griseigena griseigena.
Ventralansicht der Bronchien.
M. st. = Musculus sternotrachealis,
M. tr. = Musculus tracheolateralis,
Oe. = Schlundröhre,
M. br. = Membrana bronchopulmonalis,
T. = tracheale Trommel,
F. i. = Foramen interbronchiale,
B. = knöchernes Bronchialrohr.

feste Knochenplatte dar; diese ist lediglich von einem schmalen, nur wenig nachgiebigen Gewebssaum unterbrochen, der der ebenfalls schmalen und unverknöcherten Grenze zwischen 1. und 2. Bronchialhalbring gegenüberliegt und damit eine, wenn auch nur sehr geringe Bewegungsmöglichkeit des festen Bronchialrohres gegen den unteren

Trachealabschnitt (tracheale Trommel) zuläßt. Die Bronchien umfassen 13 Ringelemente, von denen die oberen 7 ein geschlossenes knöchernes Bronchialrohr bilden und die unteren 6 als (dorsale) Halbringe und Ringreste auftreten. Zur Lunge hin setzt sich jeder Bronchus in einer membranösen Röhre fort, deren ventrale offenliegende Wand die primär schwingende Membran im Stimmorgan dieser Art darstellt (Abb. 20). Eine freie Schwingungsmöglichkeit ist dadurch gewährleistet, daß dieses membranöse Bronchialrohr bis zu seinem Eintritt in die Lunge selbst noch vom Luftraum des Saccus clavicularis umgeben ist. Will man die Syrinx-Benennungen Joh. Müllers beibehalten, so ist der hier verwirklichte Stimmapparat als Syrinx bronchopulmonalis zu bezeichnen.

Ganz entsprechende Verhältnisse fand ich auch beim Haubentaucher (*Podiceps cristatus*), über dessen Stimmorgan bis heute nur die folgende beachtenswerte Angabe Schneiders vorliegt: „Es finden sich Abweichungen“ — in Bau und Funktion der Vogelsyrinx — „welche zeigen, daß auch dieser innere Kehlkopf einigen Vögeln fehlt und daß also die Natur außerdem noch andere uns bis jetzt unbekannte Mittel zur Erzeugung der Stimme in den Vögeln angebracht haben muß. So sind z. B. bei dem Taucher (*Colymbus cristatus*) die Ringe der Luftröhre und der Lungenröhren ganz knöchern; und die Lungenröhren haben an der innern Seite, wo sie an den Pfeiler oder die Brücke der Luftröhre gefügt sind, nur eine sehr schmale Ritze mit Haut überzogen; und der sonst gewöhnliche häutige Teil an der innern Seite in Gestalt eines Dreiecks ist hier ganz knöchern plattgedrückt und ohne Spur von Ringeinschnitten“ (J. G. Schneider, 1787; 55 p. 465).

Die Bronchien des Haubentauchers sind wie beim Rothalstaucher stark verknöchert und nur wenig gegen die Trachea beweglich; sie umfassen etwa 28 bis 30 Bronchialringe, von denen je die oberen und unteren 8–9 Ringe fest miteinander verwachsen sind, so daß die Bronchien nur in ihrem mittleren Bereich ein wenig nachgiebig und beugbar sind. Die Starrheit der Bronchien wie auch die der Trachea ist bei einzelnen Individuen verschieden; sie ist offenbar beim alten Männchen am weitesten vorgeschritten.

Auch beim Haubentaucher ist anscheinend die ventrale Wand des bronchopulmonalen Membranschlauches die eigentlich primär schwingende Membran; darauf deutet auch die besondere Umformung des unteren Endes des knöchernen Bronchialrohres hin: während dorsal die Bronchialringe locker einzeln nebeneinander liegen, sind auf der ventralen Seite die unteren 7 Bronchialringe zu einem festen einheitlichen

Knochenplättchen verwachsen, an das die schwingende Membran unmittelbar ansetzt. Diese mißt etwa 6 × 3 mm und entspricht damit etwa einem Sechstel der Länge des knöchernen Bronchialrohres. Beim jungen Vogel (Untersuchung an einem etwa $2\,^1/_2$ Monate alten Vogel) sind sowohl die interannulären Bronchialmembranen wie auch die inneren Membranae tympaniformes, die beim erwachsenen Vogel bis auf einen schmalen Membranrest (s. Abb. 21) völlig verknöchert sind, feinhäutig und klar durchsichtig ausgebildet; die bronchopulmonalen Membranen sind noch unentwickelt, und die Bronchialrohre gehen fast unmittelbar in die Lungenwand über, mit der sie in auffälliger Weise durch allseitig sich an den Bronchialabschnitt anheftende Gewebsfasern verbunden sind. Beim älteren Vogel hebt sich das Bronchialrohr mehr von der Lungenwand ab und die bronchopulmonale Membran tritt in Funktion. Das untere Ende des knöchernen Bronchialrohres ist auch dann noch durch Gewebsfasern, die seitlich frei zur Lungenwand hinziehen, mit dieser befestigt.

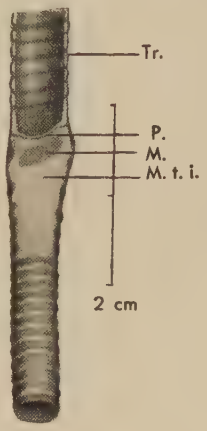

Abb. 21. *Podiceps cristatus.* Unterer Trachealabschnitt (Tr.), median durchschnitten, und rechtes Bronchialrohr mit verknöcherter Membrana tympaniformis interna (M. t. i.) und einem Membranrest (M.); P. = Pessulus.

Der erwähnte unverknöcherte Rest der Membrana tympaniformis interna des alten Vogels (Abb. 21) ist nicht mehr selbständig schwingungsfähig; die Membranfläche ist im Verhältnis zur Weite des Bronchialrohres zu klein und außerdem zu straff im umgebenden knöchernen Rahmen eingefaßt. Eine funktionelle Bedeutung kommt diesem Membranrest, auf den auch Schneider hinweist, offenbar nur für die (geringe) Bewegungsmöglichkeit des Bronchialrohres gegen die Trachea zu. Beim jungen Vogel dagegen ist die Membrana tympaniformis, die von den freien Enden der oberen acht offenen Bronchialringe eingefaßt wird, die allein primär schwingungsfähige Membran. Es liegt also hier — und vermutlich ebenso beim Rothalstaucher — ein Funktionswechsel syringealer Membranen vor, der, offenbar mit dem Wechsel von Jugend- zu Altersstimme in unmittelbarem Zusammenhang steht; „piepende", also feine und hohe Laute im Sommer und Spätsommer (bis wann spätestens?), während man im Frühjahr nur die bekannten rauhen und tieferen Laute der Haubentaucher („knorrrr" u. a.) vernimmt.

In welchem genaueren Altersstadium die bronchopulmonalen Membranen die klangerzeugende Funktion übernehmen, ist noch festzustellen.

Die Trachea des Haubentauchers ist beim erwachsenen Vogel stark verknöchert; sie mißt etwa 240 mm (175—180 Trachealringe) und st in ganzer Länge dorsoventral abgeplattet. Im unteren Drittel ist das Trachealrohr erweitert; die innere Breite mißt dort etwa 3,5×7,5 mm gegenüber 3×5,5 mm in den oberen zwei Dritteln. Eine so auffällige Verdünnung der ventralen Luftröhrenwand wie beim Rothalstaucher fehlt hier. Die Sternotrachealmuskeln inserieren in Höhe des 14. Trachealrings; die Musculi tracheolaterales ziehen bis zur trachealen Trommel hinab und erreichen wie beim Rothalstaucher die Bronchien selbst nicht.

Im Zusammenhang mit den differenzierten Syrinxformen sind auch die merkwürdigen syringealen Aufweitungen und Labyrinthe

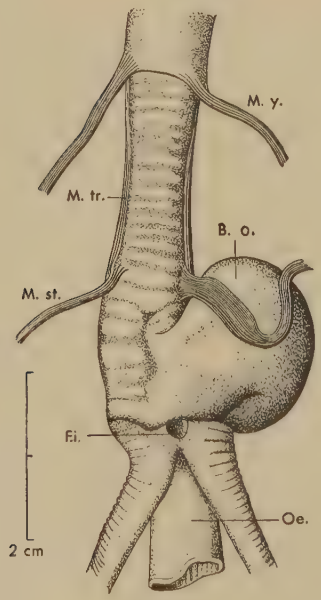

Abb. 22.

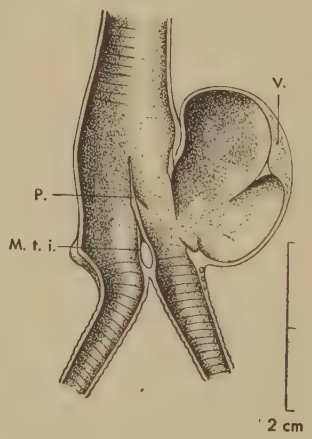

Abb. 23.

Abb. 22. *Cyanochen cyanopterus* ♂. Ventralansicht der syringealen Knochenblase = Bulla ossea (B. o.); M. y., M. tr. und M. st. = Musculus ypsilotrachealis, tracheolateralis und sternotrachealis; F. i. = Foramen interbronchiale; Oe. = Schlundröhre. Der breite obere Abschnitt des linken M. st. liegt der B. o. verwachsen an.

Abb. 23. *Cyanochen cyanopterus* ♂. Unterer Trachealabschnitt, Bronchien und Bulla ossea aufgeschnitten; Ansicht der dorsalen Hälfte; M. t. i. = Membrana tympaniformis interna, beiderseits seitlich am F. i.; V. = Wandverstärkung; P. = Pessulus.

bei den Männchen vieler *Anseres* zu erwähnen. (Vgl. hierzu Heinroth 24 p. 226 und T. 248/248a; auch Stresemann, 57). Die Abbildungen 22 und 23 zeigen die syringeale Knochenblase (Bulla ossea) von *Cyanochen cyanopterus*, wie sie in ähnlicher Weise auch bei zahlreichen Gründelenten (*Anatinae*) entwickelt ist. Die entsprechenden Bildungen bei den Tauchenten (*Fuligulinae*) und Sägern sind durch breitflächige Membranen und einen komplizierten (teils knöchernen, teils weichwandigen) inneren Aufbau gekennzeichnet, der in der beigegebenen Abbildung der Syrinx eines Eiserpels (*Clangula hyemalis* ♂) zum Ausdruck kommt und die Bezeichnung „syringeales Labyrinth" rechtfertigt.

Clangula hyemalis: während der Luftstrom des rechten Bronchus (links in Abb. 24) einen annähernd gradlinigen und einfachen Weg zur Trachea vorfindet, tritt der des linken Bronchus zunächst in eine weite Kammer, die ventro- und dorsolateral von je einer feinhäutigen Membran begrenzt wird. Aus diesem Raum kann die Luft sowohl unter dem mit b bezeichneten Knochenvorsprung zur Trachea hin entweichen, wie auch durch den rechtsseitigen „Bogengang" (a). An schwingenden Membranen sind ein Paar Membranae tymp. internae vorhanden; sie liegen auf der Rückseite des Labyrinths, sind also in der Abbildung verdeckt. Ob sie bei Lautgebung die allein klangerzeugenden Strukturen sind, bleibt nachzuprüfen. Die Ausbildung von fünf ventralen Membranen im unteren Trachealabschnitt ist arteigentümlich für die (♂) Eisente, die damit eine besondere Stellung innerhalb der Tauchentengruppe verrät. Die trachealen Membranfenster ähneln in ihrer Anordnung, wenn auch entfernt, den Membranen der

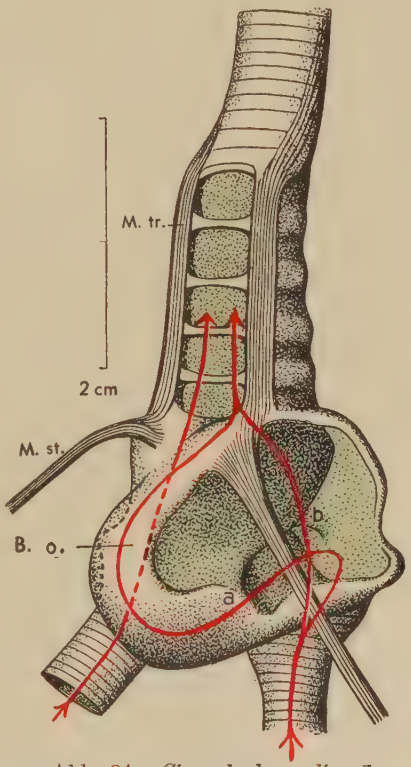

Abb. 24. *Clangula hyemalis* ♂. Linksseitliche Ventralansicht des unteren Trachealabschnitts (5 tracheale Membranfenster) und des syringealen Labyrinths (B. o.); M. tr. und M. st. = Musculus tracheolateralis und sternotrachealis

tracheophonen Passeres; sie sind jedoch im Gegensatz zu diesen in einen starren Rahmen eingefaßt und unterliegen keinen Spannungsänderungen durch Muskelwirkung; auch erscheint es sehr fraglich, ob sie sich als primär schwingende Membranen an der Klangerzeugung beteiligen. Anblaseversuche in meiner Glaskammer ergaben lediglich Geräusche, die zum Lautschatz der Art, insbesondere zu den klangvollen Balzlauten der Erpel, einstweilen noch keine Beziehungen zulassen.

Diese eigentümlichen Syrinxverhältnisse sind wie die der anderen Entenvögel einer eingehenden stimmphysiologischen und akustischen Bearbeitung wert. Den zahlreichen im Schrifttum vorliegenden Angaben über die physiologisch-akustische Auswirkung jener besonderen syringealen Bildungen fehlt jeder Nachweis.

Bevor ich zu den Erscheinungen übergehe, die den Lautklängen der Vögel ihren besonderen akustischen Charakter verleihen, berücksichtige ich hier kurz auch den Larynx, der bei einigen Vogelarten als selbständig wirkender Schallgeber auftritt. Beim Höckerschwan vernimmt man außer gewissen kurzen, zumeist nicht weitschallenden Rufen, die syringealen Ursprungs sind, gelegentlich auch ein Fauchen oder Zischen (in Erregung). Gleiche Zischlaute sind ganz bekannt auch bei Gänsen. In unserem Zusammenhang haben sie lediglich ein akustisches Interesse; die Beispiele lassen sich beliebig vermehren. In allen Fällen wird die ausgeatmete Luft mit verstärkter Kraft durch den Kehlspalt gepreßt. Die Schallentstehung beruht auf einer periodischen Ausbildung und Ablösung von Wirbeln an der Grenze zwischen verschieden schnell bewegten Luftschichten (*17* p. 270), in unserem Fall an den Rändern der den Kehlspalt einfassenden Stellknorpel (Cartilagines arytaenoideae). Auch das bekannte „Tschichhh" (oder ähnlich) des balzenden Birkhahns, das sowohl zwischen den einzelnen „Kullerstrophen" als auch allein vorgebracht wird, ist auf gleiche Randeffekte (allein des Kehlspalts?) zurückzuführen.

Es bleibt durch Beobachtungen nachzuprüfen, wieweit auch die Schnabelränder an der Erzeugung derartiger Zischlaute bei Vögeln (Eulen?) beteiligt sind. Das diesen einfachen akustischen Erscheinungen zugrunde liegende Prinzip ist das der Spalt- und Schneidentöne, das dem in der Vogelsyrinx angewandten Zungenpfeifenprinzip durchaus fernsteht; ihm unmittelbar verwandt sind die schallerzeugenden Vorgänge bei Lippenpfeifen, die nach meinen bisherigen Ergebnissen jedoch keine Anwendung im Stimmorgan der Vögel gefunden haben (vgl. p. 484).

Offenbar ist das Prinzip der Spalt- und Schneidentöne nur im laryngealen Bereich (einschließlich Mundraum) des Vogelstimmorgans zur Anwendung gelangt. Es bleibt jedoch nachzuprüfen, ob die Klangerzeugung in den (p. 476) geschilderten syringealen Aufweitungen vieler Entenvögel vielleicht teilweise auf dieses Prinzip oder gar über dieses hinaus auf das der Lippenpfeifen zurückzuführen ist.

II. Die Klangformung.

1. Einleitung.

Für die Ausbildung der artkennzeichnenden Vogellaute, wie sie unser Ohr erreichen, ist die Umformung der in der Syrinx entstehenden Klänge von ausschlaggebender Bedeutung. Bereits Cuvier hat das Stimmorgan der Vögel in seiner akustischen Wirkung mit Zungeninstrumenten der Musik verglichen und dementsprechend die Bronchien dem Windrohr und Trachea und Mundraum dem Ansatzrohr jener Instrumente gleichgesetzt. Hier wie dort sind Windrohr und Ansatzrohr die wichtigsten klangformenden Elemente. Wie ich bereits eingangs betont habe, kann hier nicht die Frage nach der Ausbildung der Vogellaute, die phonetische Analyse der einzelnen Lautäußerungen in ihren Beziehungen zur Morphologie und Physiologie unsere Aufgabe sein. Diese Fragen bleiben einer gennemischen Phonetik der Vogellaute vorbehalten. Die Klangformung beim Vogel können wir zunächst nur in der Weise bearbeiten, daß wir die morphologischen und, soweit sie uns bekannt sind, auch die physiologischen Gegebenheiten im Stimmapparat der Vögel in Zusammenhang mit einem möglichen akustischen Effekt zu bringen trachten. Es ergibt sich damit für uns die Frage: Wieweit können wir dem Bau und der Funktion des Stimmorgans eine Auswirkung auf Tonhöhe, Klangfarbe und Klangstärke — als zunächst wichtigsten akustischen Eigenschaften — der Klänge zusprechen, die in der Syrinx erzeugt werden?

Angaben im Schrifttum, die sich mit der Klangformung im von mir gebrauchten Sinne, insbesondere mit einer akustischen Auswertung der Ansatzrohrverhältnisse beim Vogel befaßt haben, sind ebenso ungleichwertig wie zahlreich. Es ist mir vor allem aufgefallen, daß die besten Vorarbeiten über jene bereits in Grenzgebieten der Zoologie liegenden Fragen die älterer Autoren (Georges Cuvier, Johannes Müller) sind, denen ganz offenbar jene Probleme dank einer umfassenden Allgemeinbildung leichter zugänglich waren. Es sei mir

darum erspart, auf die vielfach sich widersprechenden und die Ergebnisse der älteren Forscher nicht genügend ausschöpfenden Arbeiten neuerer Autoren immer im einzelnen einzugehen. Neben eigenen Versuchen, den Fragen der Klangformung beim Vogel mit Modellversuchen näherzukommen, habe ich aus jenen Gründen meinen Untersuchungen außer den Arbeiten Cuviers vor allen die akustischen Vorarbeiten Joh. Müllers zugrunde gelegt, der in seinem „Handbuch der Physiologie des Menschen“ (1837; *32*) seiner zusammenfassenden Abhandlung über Stimme und Sprache eine ausführliche Betrachtung der „allgemeinen Bedingungen der Tonerzeugung“ voranstellt. Ein besonderer Abschnitt, der sich teils auf die seinerzeit vorliegenden akustischen Kenntnisse, teils auf Johannes Müllers eigene Untersuchungen stützt, handelt über „Zungenwerke mit einer membranösen oder durch Spannung elastischen Zunge“. „Das Studium dieser Art von Zungen ist bisher vernachlässigt worden, und dies ist umso mehr zu bedauern, als in der Kenntnis dieser Art der Zungenwerke der Schlüssel zur Theorie der menschlichen und Vogelstimme liegt“ (Johannes Müller; *32*, p. 149). Das hat auch dann noch Geltung, wenn, wie ich zeigte, die Klangerzeugung beim Vogel eine in physiologischer und akustischer Hinsicht besondere Stellung einnimmt und der Entstehung von Klängen im Stimmorgan des Menschen nicht unmittelbar vergleichbar ist. Denn die Erscheinungen der Klangformung beim Vogel, vor allem die Beziehungen zwischen Schallquelle und Ansatzrohr, sind in ihren Grundzügen die gleichen, wie sie Joh. Müller an Hand zahlreicher Versuche an Pfeifen mit membranösen Zungen zur Anschauung brachte. Seine Auffassung von der akustischen Bedeutung des Ansatzrohres bei Zungenpfeifen hat dieser Forscher freilich noch nicht unmittelbar auf die Verhältnisse beim Vogel übertragen, war doch zu seiner Zeit die Frage nach der Klangentstehung beim Vogel noch unentschieden und darum wichtiger.

Um den Einfluß des Ansatzrohres auf den mit membranösen Zungen erzeugten Klang zu untersuchen und etwaige Gesetzmäßigkeiten aufzudecken, benutzte Joh. Müller zu seinen Versuchen eigens von einem Orgelbauer angefertigte Mundstücke, die mit Gummimembranen (als schwingenden Zungen) bespannt waren; als Ansatzrohr verwandte er ineinander verschiebbare und verschieden lange Pappröhren, die nach bestimmten musikalischen Klängen abgestimmt waren und die durch gegenseitige Verschiebung ganz beliebig von kleinsten Ausmaßen bis zu 4 Fuß verlängert werden konnten. Seine Versuche sind von mir unter freilich notwendigerweise geringerem technischen Aufwand wieder-

holt und bestätigt worden; zunächst unabhängig von ihnen, da ich, wie andere vor mir, den Wert jener Arbeiten Müllers für meinen Fragenbereich lange übersehen habe. Als schwingende Zunge diente auch mir eine über die seitliche Oeffnung einer abgeflachten Messingröhre gespannte Gummimembran, die beim Anblasen einen je nach Spannung der Membran verschieden hoch gestimmten Klang hervorbrachte; als Ansatzrohr dienten verschieden lange Gasschläuche, die ich nach Belieben verkürzen oder auch durch Glasröhren miteinander verbinden konnte. Außer den Arbeiten von Cuvier und Johannes Müller berücksichtigte ich im einzelnen auch eine schon von Joh. Müller angeführte Arbeit des Göttinger Physikers Wilhelm Weber (1829; *69*); ferner als notwendige Ergänzung aus neuerer Zeit eine Veröffentlichung von H. Vogel (*66*), die auch in den physikalischen Handbüchern weitgehende Berücksichtigung gefunden hat. Die neuere Physik hat erst mit Aufkommen der Radiotechnik den lange vernachlässigten Schwingungserscheinungen in Pfeifen ein erhöhtes Interesse entgegengebracht.

Je länger ich dem Problem der Klangformung beim Vogel nachgegangen bin, umso klarer haben sich mir die Klangerscheinungen im Stimmorgan der Vögel als ein System gekoppelter akustischer Schwingungen erwiesen. Behandelt man die Stimmgebung beim Vogel unter diesem Gesichtspunkt, so erklären sich viele Erscheinungen zwanglos; für andere zeigt sich, wieweit sie physikalisch greifbar und innerhalb welcher Grenzen sie für die Akustik und Physiologie der Vogelstimme auswertbar sind. Das mag im einzelnen aus meinen weiteren Ausführungen klarer hervorgehen.

2. Elementare Grundlagen schwingungsfähiger Systeme.

Aus naheliegenden Gründen beschränke ich mich auf Schwingungsvorgänge, wie sie in der Akustik für schwingungsfähige Lufträume kennzeichnend sind und wende auf sie auch die folgenden Darlegungen an, die in allgemeinerer Anwendung auch für mechanische und elektrische Schwingungssysteme Gültigkeit haben.

Ein schwingendes System ist in der Regel bestimmt durch seinen Eigenton und seine Dämpfung. Der Eigenton ergibt sich, wenn das schwingungsfähige System durch eine Energiequelle in Erregung versetzt wird und dann sich selbst überlassen bleibt; es führt dann „freie“ Schwingungen aus, die praktisch immer einer Dämpfung unterworfen sind. Die Dämpfung äußert sich in einem mehr oder weniger schnellen Abklingen des Eigentones; sie ist abhängig sowohl

von der schwingenden Substanz selbst, in unserem Fall von der schwingenden Luftmasse, die einen bestimmten eigenen Dämpfungswert hat, wie auch vom umgebenden Medium, dessen Dämpfungswert innerhalb weiter Grenzen variieren kann. Beispielsweise haben schwingende Lufträume mit festen (etwa metallenen) Wänden stets eine sehr viel geringere Dämpfung als solche mit weichen nachgiebigen Wandungen.

Je nach der Größe der Dämpfung wird aus dem durch eine Frequenz bestimmten Eigenton ein verschieden breiter Eigentonbereich; dieser umfaßt dem Eigenton benachbarte Töne von geringer Intensität und wird vielfach durch seine Halbwertbreite als kennzeichnende Größe dargestellt (s. hierzu *35*, I 1 p. 431). Starke Dämpfung entspricht einem großen Eigentonbereich, schwache Dämpfung einem geringen. Praktisch hat ein schwingungsfähiges System zumeist mehrere Eigentöne, die verschieden starker Dämpfung unterworfen sein können. Die Gesamtheit aller Eigentonbereiche eines schwingenden Systems nennt man sein Klangspektrum.

Das hier Gesagte gilt für Schwingungserscheinungen in einem „frei" schwingenden System, von dem wir ausgingen. Steht nun ein schwingungsfähiges System unter der dauernden Einwirkung einer äußeren Schallquelle, so gerät es in „erzwungene" Schwingungen, d. h. es wird je nach der Weite seines Eigentonbereiches zu verschieden starkem Mitschwingen angeregt, es „tönt mit". Ist aber die Bedingung erfüllt, daß das Maximum des Eigentonbereiches des angeregten Systems mit den Perioden der Schallquelle übereinstimmt, so gerät das angeregte System in „Resonanz"; aus dem Klangbereich der erregenden Schallquelle wählt es die zu seinem Eigentonbereich gehörigen Töne aus. Die Wirkung des Resonators besteht dann entweder in einer günstigeren Uebermittlung der Schallenergie an das Ohr (Helmholtz'sche Resonatoren) oder in einer besseren Abstrahlung der Schallenergie in das Schallfeld (Geigenkastenprinzip); in beiden Fällen ist der betreffende Ton in unserem Empfindungseindruck besonders hervorgehoben. In Rücksicht auf die Beziehungen zwischen resonierendem System und Schallquelle wird statt Eigentonbereich üblicherweise die Bezeichung Resonanzbreite eines schwingenden Systems gebraucht. Aus der gemessenen Resonanzbreite läßt sich jeweils für den Dämpfungsgrad ein bestimmter Wert angeben.

Die „erzwungenen" Schwingungen eines Systems werden auch als gekoppelte Schwingungen bezeichnet; damit ist zunächst nicht mehr gesagt, als daß ein bereits schwingendes System auf ein anderes erregend einwirkt. Von Koppelschwingungen im

engeren Sinne spricht die Physik jedoch, wenn das angeregte System die Schwingungen der Kraftquelle rückwirkend beeinflußt; Bedingung dafür ist eine enge Koppelung. Jedes Schwingungssystem liefert also eine erregende Kraft für das andere, indem das angeregte System eine Rückkoppelung erfährt. Wenn ich im folgenden die Begriffe Koppelung und Koppelschwingungen anwende, so sind darunter dem Sprachgebrauch der Physik entsprechend im genaueren Sinne Rückkoppelung und Rückkoppelschwingungen verstanden. — Man spricht von enger (fester, starker) oder schwacher (loser) Koppelung, je nachdem mit welcher Intensität beide Schwingungssysteme aufeinander einwirken. Der in zwei gekoppelten Systemen entstehende Klang, ein eigener „Kopplungsklang", ergibt sich aus einer Kombination der Schwingungen beider Systeme.

3. Akustik der Zungenpfeifen.

a) Schwingende Zunge und Ansatzrohr.

Wir hatten die Klangerzeugung beim Vogel als eine abgewandelte Form des Zungenpfeifenprinzips kennen gelernt; ich greife darum gleichfalls auf die physikalischen Erfahrungen über Schwingungungserscheinungen dieser Art Pfeifen zurück und zwar auf die an Zungenpfeifen mit metallischen Zungen, da sich bei diesen wegen der geringen Resonanzbreite die Schwingungsvorgänge im einzelnen sehr viel klarer herausstellen, als etwa bei Zungenpfeifen mit membranösen Zungen und entsprechend stärkerer Dämpfung.

Eine Zungenpfeife gerät umso leichter in Schwingungen (klingt umso leichter an), je besser der Eigentonbereich der Zunge mit dem des Ansatzrohres übereinstimmt. Je größer die Differenz beider Bereiche ist, umso stärkere Kopplung bezw. ein umso höherer Energieaufwand ist erforderlich. Ueber die Schwingungserscheinungen an Zungenpfeifen, die nach bestimmten Gesetzen vor sich gehen, liegen folgende Ergebnisse vor, die vor allem auf Wilh. Weber (*69*) zurückgehen; sie sind von Joh. Müller (*32*) in Anwendung auf Versuche mit membranösen Zungen aufgegriffen und in neuerer Zeit auch von H. Vogel und M. Wien (*67*) unter dem Gesichtspunkt gekoppelter Schwingungen, wie sie analog bei elektrischen Schwingungskreisen vorkommen, bearbeitet worden. — Der Eigenton einer beiderseits offenen Röhre von der Länge a möge dem Ton einer schwingenden Zunge entsprechen. Bei verminderter Frequenz des Zungentones würden also auch die Ausmaße des Ansatzrohres zunehmen müssen. Verlängert

man aber bei konstantem Zungenton das Ansatzrohr, so tritt eine Tonvertiefung ein, die mit zunehmender Rohrlänge in steigendem Maße wächst, bis sie eine Oktave beträgt. Es erfolgt dann nach Ueberschreiten dieser tieferen Oktave ein Tonsprung zurück in die ursprüngliche höhere Oktave; das geschieht bei einer Rohrlänge, deren Eigenton dem Ton der freien Zunge entspricht. Beide Systeme sind also miteinander in Resonanz geraten. Bei weiterer Verlängerung um a tritt erneut eine Vertiefung des Kopplungstones ein; der Tonsprung zurück auf die Tonhöhe der freien Zunge erfolgt aber bereits bei einer Vertiefung um nur eine Quarte; beim nächsten Tonsprung sodann um eine kleine Terz und weiter in einem entsprechenden Frequenzverhältnis von Anfangston zu tiefstem Kopplungston wie 7 : 8, 9 : 10, 11 : 12 und so fort. Bei jedem Tonsprung, bezw. bei jedem Eintreten von Resonanz der beiden Systeme entspricht dem Eigenton der freien Zunge einer der Teiltöne des Ansatzrohres, nacheinander also der 1., 2., 3. und so fort. Dementsprechend nimmt mit jeder neuen Periode des Anfangstones (Resonanzperiode) die Zahl der Schwingungsknoten der Luftsäule um 1 zu.

Auch in Eigentönen einer isolierten Luftsäule und bei Lippenfeifen ergeben sich bei allmählicher Längenänderung ähnliche periodische Erscheinungen. Nach Wilh. Weber bleibt der Anfangston bei jeder beliebigen Verminderung oder Vermehrung der Schwingungsknoten unverändert, vorausgesetzt, daß die Größe der schwingenden Abteilungen, bezw. die Rohrweite, die gleiche bleibt. Von Weber ist auch darauf hingewiesen, daß die schwingende Luftsäule der Zungenpfeife in jeder Periode beim Anfangston (Zungenton) wie eine offene Lippenpfeife schwingt, also mit einem Schwingungsbauch am offenen Ende; bei tiefstem Kopplungston dagegen wie eine gedackte Pfeife (Schwingungsknoten). An ähnliche Beziehungen zwischen Zungen- und Lippenpfeifen hat offenbar in neuerer Zeit auch Gröbbels (1925; *20*) gedacht, indem er die Schwingungserscheinungen in jenen Pfeifen auf das Stimmorgan der Vögel anwendet. Seine „Gesamtauffassung des Vogelstimmorgans als Kombination von Labial- und Zungenpfeife“ ist darum aber doch durch nichts gestützt; liegt doch der Lippenpfeife ein durchaus eigenes Prinzip der Klangentstehung zugrunde, nämlich die Ausbildung einer schwingenden Luftlamelle, die um die beiden Seiten einer Lippe (Schneide) periodisch pendelt. Die einander gleichen Beziehungen im Schwingungsmechanismus der Luftsäulen beider Art Pfeifen sind für die Klangerzeugung selbst nur von sekundärer Bedeutung.

Bei den Kopplungserscheinungen hat sich herausgestellt, daß die Tonsprünge mehr oder weniger plötzlich erfolgen entsprechend verschiedenen Kopplungsgraden beider Teilsysteme. Damit zeigt sich erneut die Bedeutung der Dämpfung, die, sobald sie zunimmt, auch bei geringerem Energieaufwand Schwingungen zuläßt:

Bei sehr fester Koppelung, bei also verhältnismäßig schwacher Dämpfung, kann die gegenseitige Energieübertragung beider Teilsysteme so groß werden, daß der bei loserer Kopplung ausreichende Winddruck jetzt nicht zur Deckung des Energiebedarfs genügt. Infolgedessen setzt die Klangerzeugung in Nähe der Resonanzstelle aus, und es entsteht eine Klanglücke. Zurückgehend auf die Untersuchungen Vogels (*66*) zeigt die beigefügte Darstellung (Abb. 25) im Verlauf der einzelnen Kurven die bei Verlängerung des Ansatzrohres einer Zungenpfeife auftretenden Tonhöhenänderungen und außerdem in Vergleich der einzelnen Kurven zueinander die mit zunehmender Kopplung (relativ schwächerer Dämpfung) erfolgende Vergrößerung der Tonsprünge vom flachwelligen Verlauf der Kopplungskurven bei ganz vorwiegender Dämpfung (e_1) bis zum Eintreten der Klanglücken bei schärfster Kopplung (e_7, e_8). Die Ordinaten geben die Schwingungszahlen in 1 Sek. an, die Abszissen die Rohrlängen in cm.

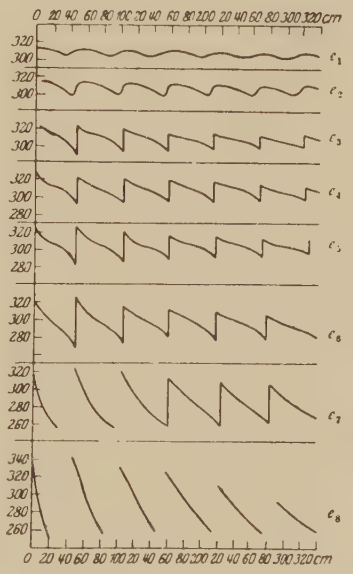

Abb. 25. Nach Vogel (*66*) aus H. Geiger und K. Scheel (*17*), p. 284.

Unmittelbar in Zusammenhang mit den Tonsprüngen steht auch die Erscheinung des „Ziehens“ der Kopplungstöne; es hat sich gezeigt, daß bei der Verkürzung eines Ansatzrohres die Tonsprünge vom höheren Resonanzton zum tieferen Kopplungston nicht an den gleichen Stellen des Ansatzrohres einsetzen, an denen sie bei der Verlängerung des Ansatzrohres liegen; vielmehr erfolgen die Tonsprünge aufwärts bei Rohrverlängerung später, also bei größerer Rohrlänge, als die entsprechenden Sprünge abwärts bei Verkürzung. Das Ausmaß dieses „Ziehens“ des Kopplungstones, die Breite der Ziehschleife, ist wiederum

abhängig von der Stärke der Kopplung. In der graphischen Darstellung (Abb. 26) ist dieser Vorgang zur Anschauung gebracht. Die ausgezogenen Linien stellen die Tonsprünge bei Rohrverlängerung dar, die gestrichelten die bei Verkürzung.

In Zungenpfeifen mit membranösen Zungen, wie sie Joh. Müller in Analogie zu den primär schwingenden Teilen des menschlichen Kehlkopfes zu seinen Versuchen benutzte, zeigen sich alle Kopplungs- und Resonanzerscheinungen viel weniger scharf ausgeprägt. Durch den Einfluß der stark dämpfenden Membranzungen wird die

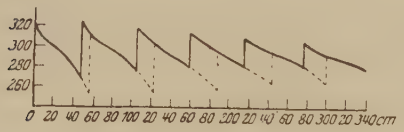

Abb. 26.
Nach H. Geiger und K. Scheel (*17*), p. 285.
Abszissen = Rohrlängen
Ordinaten = Schwingungszahlen in 1 Sek.

Kopplungsstärke (relativ zur Dämpfung) erheblich herabgesetzt, und die schwingende Luftmasse des Ansatzrohres zwingt der Membranzunge in viel weiterem Umfange ihre eigenen Schwingungsperioden auf als etwa einer Metallzunge. Resonanzstellen, Tonsprünge und „Zischschleifen" bilden sich infolgedessen weniger deutlich aus; nach dem bereits Gesagten ist das verständlich.

b) Das Windrohr.

Außer schwingender Zunge und Ansatzrohr ist bei der Zungenpfeife auch der Luftraum des Windrohrs als selbständig schwingungsfähiges Gebilde aufzufassen, das als drittes Teilsystem den Klang der Zungenpfeife mit beeinflußt. Schon um 1800 hat Grenié (*32* p. 167) entsprechende Beobachtungen gemacht. Er fand, daß in Zungenpfeifen bestimmte Tonhöhen nur bei gewissen Längenänderungen des Windrohres möglich waren, und daß andererseits bei gewissen Windrohrlängen jede Klangerzeugung aussetzte. Später sind von Joh. Müller eingehendere Untersuchungen über das Windrohr angestellt, dessen Akustik nach Müllers eigenen Worten von der größten Wichtigkeit in Beziehung auf das menschliche Stimmorgan ist. Das gilt umsomehr für die Klangformung beim Vogel; die mannigfaltigen Ausbildungsformen der Bronchien und deren besondere Maßverhältnisse zum übrigen Stimmorgan deuten ohnehin auf eine akustische Beeinflussung der in der Syrinx erzeugten Klänge hin. Johannes Müller zeigte, daß das Windrohr zur schwingenden Zunge in einem sehr ähnlichen

Schwingungsverhältnis steht wie das Ansatzrohr. Tonsprünge und Resonanzstellen bilden sich in gleicher Weise aus. Bei seinen Versuchen stimmten jedoch die Längen von Ansatzrohr und Windrohr, die zur Formung eines Klanges von bestimmter Höhe notwendig waren, nicht überein. Eine Zunge mit konstantem Eigenton wurde mit einem Ansatzrohr versehen und allein durch den Mund angeblasen. Beide Male ergaben sich für Ansatzrohr und Windrohr, die beliebig verlängert werden konnten, verschiedene Längen, obwohl man doch bei gleicher Tonhöhe auch gleiche Länge von Wind- und Ansatzrohr erwarten möchte. Augenscheinlich beruht dieses Ergebnis auf Fehlerquellen, indem der Mundraum allein schon als besonderes Windrohr wirkt und damit in beiden Versuchsanordnungen tatsächlich sehr ungleichwertige Schwingungsverhältnisse geschaffen waren. Johannes Müller weist an anderer Stelle auch selbst darauf hin. Außerdem dürften in der praktischen Anwendung jeder Art Zungenpfeifen auch die durch den Anblasedruck hervorgerufenen Luftdruckdifferenzen in Ansatzrohr und Windrohr in Rechnung zu stellen sein.

Johannes Müllers weitere Versuche zeigen, daß jedes der drei Teilsysteme, sei es nun Windrohr, Zunge oder Ansatzrohr, seinem Eigentonbereich entsprechend einzeln auf die mit ihm gekoppelten Systeme einwirkt. Es kann demnach auch keine Kompensation etwa des Windrohres durch das Ansatzrohr auftreten. „Fände eine Kompensation statt, so würde man, wenn eine Länge n des Ansatzrohres mit der Zunge ohne Windrohr den Ton x gibt, eine kleinere Länge des Ansatzrohres n—a mit einem Windrohr a wieder den Ton x geben müssen. Dieses ist aber nicht der Fall“ (J. Müller, *32* p. 170) und eine „Kompensation“ kann nur im Sinne einer durch die Schwingungsverhältnisse jedes der drei Teilsysteme bedingten Kopplung auftreten.

Ueber den Einfluß der Länge des Windrohres auf die Tonstärke und Tonhöhe einer Zungenpfeife hat in neuerer Zeit (1914) auch J. R. Ewald (*15*) Untersuchungen angestellt[1]). Ent-

1) Die Untersuchungen Ewalds lassen die älteren Arbeiten über diese Fragen ganz unberücksichtigt; sie bestätigen vielfach nur die Ergebnisse J. Müllers. Soweit sie diese anhand genauerer Untersuchungsmethoden und den neueren physikalischen Kenntnissen entsprechend ergänzen, sind sie, insbesondere in ihrer akustischen Auswertung, durch die schon genannte Arbeit Vogels (66) heute überholt auch wenn in dieser das Windrohr selbst nicht behandelt ist. Vogel erwähnt freilich in seiner (in gleicher Zeitschrift erschienenen!) Arbeit die Untersuchungen, Ewalds nicht, obwohl doch beide Arbeiten im Grunde auf die gleichen Fragen zurückgehen.

sprechend dem Schwingungsvorgang im Ansatzrohr bilden sich auch im Windzuleitungsrohr stehende Wellen aus, deren Knoten in Abständen, die einer halben Wellenlänge gleichkommen, voneinander entfernt liegen. Resonanz- und Kopplungserscheinungen sind die gleichen wie im Ansatzrohr. Die Pfeife spricht am kräftigsten an, wenn am Ende des Windrohres ein Schwingungsbauch ausgebildet ist; wie wir bereits sahen, tritt dieser (Resonanz-)Fall jeweils dann ein, wenn die Länge des Windrohres einer beliebigen Anzahl von halben Wellenlängen des Eigentones der Zunge, bezw. des Kopplungstones von Zunge und Ansatzrohr entspricht. Die Beeinflussung der Tonhöhe der Zungenpfeife durch die Länge des Windrohres kann immer nur eine (periodische) Vertiefung sein, die unter gleichen schwingungsmechanischen Bedingungen wie bei den geschilderten Kopplungserscheinungen von Zunge und Ansatzrohr vor sich geht. Meine eigenen Untersuchungen haben diese Tatsachen nur bestätigen können.

„Die Zungenpfeife wird also durch den Ansatz eines Windrohres noch komplizierter, als sie durch den Ansatz des Ansatzrohres schon geworden ist“ (Joh. Müller p. 170). Um wieviel mehr gilt das, wenn die einzelnen Teilsysteme unter sich verschiedenartigsten Dämpfungsverhältnissen unterworfen sind oder wenn gar weitere schwingungsfähige Räume (wie bei der Zungenpfeife Mundraum oder Blasebalg) hinzutreten. Schon die physikalische Bearbeitung dreifach gekoppelter akustischer Systeme ist mit Schwierigkeiten verknüpft, besonders bei zunehmenden Dämpfungsgraden.

Für unsere Betrachtung der Klangformung beim Vogel lassen sich darum die Ergebnisse der Physik nur bis zu gewissen einfachen Schwingungsverhältnissen anwenden. Im tierischen Körper, besonders beim Vogel, werden die Erscheinungen des Mitschwingens, der Kopplung und der Resonanz durch das Ineinandergreifen zahlreicher schwingungsfähiger und unter sich sehr ungleichwertiger Teilsysteme so verwickelt, daß sie mit physikalischen und auch physiologischen Arbeitsmethoden im einzelnen nicht mehr zu erfassen sind; es stellen sich jeder etwa auf eine phonetische Einzeluntersuchung hinzielenden Bearbeitung des Vogelstimmorgans, soweit sie nur auf Morphologie und Physiologie des Vogels zurückgeht, bis heute so große Schwierigkeiten entgegen, daß sie kaum auch nur annähernd richtige Ergebnisse bringen kann.

Wir kommen damit auf den Ausgangspunkt unserer Betrachtung zurück: es ist uns zunächst nur der Ausweg gegeben, die mitschwingenden

und kopplungsfähigen Räume des Vogelkörpers auf einen möglichen akustischen Effekt hin im einzelnen zu bearbeiten und zu versuchen, die Auswirkung einzelner Teilsysteme auf die Ausbildung artkennzeichnender Lautklänge selbst nachzuweisen.

4. Das Stimmorgan der Vögel.

a) Die Syrinx als doppelter Klangapparat.

Es war bereits im Abschnitt Klangerzeugung darauf hingewiesen, daß die Vogelsyrinx als ein doppelter Klangapparat anzusehen ist. Diese Tatsache gewinnt erneut an Bedeutung in Hinblick auf die geschilderten Schwingungsvorgänge (Kopplung und spezielle Resonanz) zwischen schwingender Zunge und Ansatzrohr in Zungenpfeifen; stellt doch das Stimmorgan der Vögel in seiner an *Larus argentatus* gezeigten Grundform zwei morphologisch selbständige „Zungen" mit Windrohr dar, an die ein gemeinsames Ansatzrohr angeschlossen ist. Auf diese Tatsache hat bereits Grützner (1879) hingewiesen: „Wahrscheinlich müssen die Vögel ihre beiden Kehlköpfe — namentlich wenn sie in den Bronchien sitzen und ganz und gar von einander getrennt sind — in gleichmäßiger Weise einstellen, wenn nicht zwei verschiedene Töne zu gleicher Zeit auftreten sollen. Letzteres beobachtet man übrigens an unseren Hausvögeln (Gänsen, Enten etc.) nicht sogar selten. Das oft laute, widerliche Geschrei derselben erweist sich bei genauerem Zuhören als aus zwei nahegelegenen, dissonanten Tönen zusammengesetzt" (*21* p. 144). Diese Auffassung Grützners findet sich auch noch im neuesten Schrifttum (Scharrer, *51* p. 1246); sie ist ferner von B. Schmid aufgegriffen, der anhand von Klangkurvenaufnahmen (Oszillogrammen) eine „Zweistimmigkeit" (Schmid) in Tierlauten (bei Haushahn und Katze) aufgefunden zu haben glaubt, die den „dissonanten Tönen" Grützners entsprechen soll. B. Schmid betont jedoch, daß der von Grützner angeführte Erklärungsversuch — ein nicht gleichmäßiges Funktionieren[1]) beider Syrinxhälften — nicht ausreicht, da er selbst „auch beim Mauzen der Katze eine gleichzeitige Zweistimmigkeit entdecken konnte." Die Veröffentlichungen B. Schmids (*53* und *54*) zeigen, zu welchen verfehlten Schlußfolgerungen eine phonetische Bearbeitung von Tierlauten führt, wenn die notwendigen physiologischen wie physikalischen Grundlagen fehlen. Ich komme in Einzelheiten noch eingehender darauf zurück.

1) Nicht von Syrinx und Larynx, wie B. Schmid irrtümlicherweise annimmt.

Es ist eine selbstverständliche Voraussetzung, daß jede phonetische Behandlung von Vogellauten zunächst auf eine Wahrnehmung durch das Gehör zurückgeht. Jede Charakterisierung von Lauten aber, die sich allein auf einen solchen Empfindungseindruck stützt, kann immer nur eine rein subjektive sein; über die wirklichen akustischen Eigenschaften eines Klanges vermag sie kein Bild zu geben. Für eine Bearbeitung der Vogelstimme, wie sie hier vorliegt, ist darum unbedingt eine objektive Darstellungsweise erforderlich, wie sie von B. Schmid angestrebt ist und in dem kurzen gennemisch-phonetischen Abschnitt dieser Arbeit näher erläutert ist; sie ergibt sich, wenn wir die Lautklänge der Vögel nach physikalischen Gesichtspunkten und Arbeitsmethoden behandeln, wie jede andere Schallerscheinung auch: anhand einer objektiven Klanganalyse, einer Zergliederung der Amplituden- und Frequenzverhältnisse von Grund- und Obertönen, die den betreffenden Lautklang aufbauen.

Begriffe wie „dissonante Töne“ (Grützner) und „Zweistimmigkeit“ (Schmid) sind als rein subjektive Angaben zu werten; für eine phonetische Bearbeitung der Tierlaute ist darum ihre Anwendung abzulehnen,[1]) auch wenn ein gut geübtes Gehör etwa den Grundton und selbst mehrere Obertöne aus einem Klanggebilde herauszuhören glaubt, wie das bei Gänsen, Enten (nach Grützner) und zahlreichen anderen Formen bis zu einem gewissen Grade möglich ist; wieweit ein derartiger empfindungsmäßig festgestellter Charakter eines Lautklanges sich bereits in der Form von Klangkurven auch ohne eine eigentliche Klanganalyse der Teilschwingungen widerspiegelt, zeigen die Frequenzkurven Abb. 30, auf die bereits an dieser Stelle hingewiesen sei. Aus einem solchen Empfindungseindruck jedoch auf die Funktionsweise der Syrinx Schlußfolgerungen zu ziehen, in der Art, wie es von Grützner geschehen ist und von späteren Autoren unter gleicher Verkennung der tatsächlichen akustischen Verhältnisse wiederholt ist, entbehrt jeder Berechtigung. Eine Bearbeitung der Phonetik der Vogelstimme und die Beantwortuug auch jeder Teilfrage aus diesem Gebiet ist nur möglich, wenn wir versuchen, die morphologische Grundlage und den physiologischen Vorgang der Lautgebung mit den Ergebnissen der Physik in unmittelbaren Zusammenhang zu bringen.

1) Abgesehen davon sind beide Begriffe auch in sprachlicher Beziehung in unserem Zusammenhang nicht anwendbar: der Begriff „Dissonanz“ gehört in die Musiklehre und bezieht sich dort in ganz bestimmtem Sinne auf den Zusammenklang musikalischer Klänge; in gleichem Sinne kann auch „Zweistimmigkeit“ nicht auf eine Charakterisierung tierischer Laute bezogen werden.

Die notwendigste physikalische Grundlage dafür habe ich bereits gegeben. Betrachten wir daraufhin die Vogelsyrinx in ihrer Grundform als zwei morphologisch selbständige „Zungeninstrumente", so wird klar, daß, wie in jeder Zungenpfeife die einzelnen schwingungsfähigen Teilsysteme, so auch im Stimmorgan der Vögel beide Syrinxhälften als akustische Eigensysteme aufzufassen sind, die zusammen mit allen übrigen schwingungsfähigen Räumen und Strukturen den jeweils besonderen Lautklang des Vogels bewirken. Zwischen beiden syringealen Teilsystemen können also Kopplungs- und Resonanzerscheinungen auftreten wie zwischen jedem anderen mit ihnen verbundenen Schwingungssystem. Dabei ist in unserem Zusammenhang zunächst gleichgültig, wieweit bestimmte Klänge in Vogellauten lediglich auf Kopplungs- oder auf spezielle Resonanzvorgänge zurückzuführen sind. (Wegen der unter sich recht ungleichartigen Teilsysteme im Vogelkörper kann diese Frage auch nur in Einzeluntersuchungen Bedeutung gewinnen).

Schon meine Luftkammerversuche (s. p. 451) zeigten, daß die Membranen der dem Kammerluftdruck ausgesetzten Syrinx bei Anblasen durch die Bronchien gleichzeitig in Schwingungen gerieten. Durch Beugen des kleinen Ansatztrichters ließen sich die Spannungsverhältnisse der Syrinx nach Belieben ändern; waren sie für beide Paukenmembranen ungleich, so geriet auch dann noch die weniger günstig gelagerte Membran bezw. der sie anregende bronchiale Luftraum in gekoppelte Schwingungen, indem beide syringealen Systeme miteinander (und mit allen weiteren schwingungsfähigen Systemen wie Ansatzrohr, Windrohr, umgebenden Luftraum) „in Einklang" zu kommen trachteten. Je mehr die Spannungsverhältnisse in beiden Syrinxhälften einander angeglichen waren, umso leichter waren die Membranen zum Anklingen zu bringen und umso „einheitlicher" war auch der erzeugte Klang; bei größeren Differenzen war beim Anblasen ein größerer Energieaufwand nötig, und es entstand ein mehr oder weniger unangenehm empfundenes Klanggemisch. Diese künstlich herbeigeführten, unnatürlichen Lageverhältnisse in der Syrinx sind von praktischer Bedeutung für die Schwingungsvorgänge auch beim lebenden Vogel.

Zwischen den beiden syringealen Systemen erfolgt die Schwingungsübertragung sowohl durch ihre gegenseitige Berührung selbst, indem die Luftsäulen der Bronchien an der Basis des Ansatzrohres unmittelbar zusammenstoßen, als auch durch die mit beiden Systemen verbundenen kopplungsfähigen Räume: Trachea und claviculärer Luftraum. Im Gegensatz zu meinem Versuchsmodell (Glaskammer) ist freilich im Vogelkörper der die Syrinx umgebende Luftraum stark gedämpft; die in diesen

Raum ausstrahlenden Schwingungen werden dementsprechend in ihrer Intensität erheblich herabgesetzt. Kopplungs- und Resonanzbeziehungen zwischen beiden syringealen Systemen beschränken sich darum vorwiegend auf den Weg über die unmittelbar mit ihnen verbundene Luftsäule des Ansatzrohres. Im claviculären Luftsack kann als Schwingungsüberträger auch der Bronchidesmus (Ligamentum interbronchiale), das die medianen Wände bezw. Membranen beider Bronchien verbindende Gewebsband, in Betracht gezogen werden. (Vgl. hierzu Kranich-Syrinx p. 462, Abb. 7.)

Im einzelnen die verschiedenen Kopplungs- und Resonanzmöglichkeiten im Stimmorgan des Vogels ihrem akustischen Effekt nach gegeneinander abwägen zu wollen, ist praktisch undurchführbar; es lassen sich da nur annähernde Auswertungen der einzelnen schwingenden Systeme geben, indem deren Raumausmaße und Dämpfungsgrößen (vgl. Wandbeschaffenheit der Trachea p. 496) eine Berücksichtigung finden.

Symmetrien und Asymmetrien im Syrinxbau: Die syringealen Membranen sind beim lebenden Vogel mannigfachen Spannungsänderungen ausgesetzt (s. p. 456). Wieweit in beiden Syrinxhälften bei Lautgebung gleiche mechanische Bedingungen vorliegen, ist schwer nachweisbar. „Die ganze im allgemeinen symmetrische Bauart des Apparats, der Zusammenhang beider Teile durch die inneren Paukenhäute und die Innervierung scheinen zu bewirken, daß in der Mehrzahl der Fälle die beiden Kehlköpfe in gleicher Weise eingestellt werden ....“ (Häcker; *23* p. 17). In diesem Fall liegen also die Schwingungen beider Teilsysteme miteinander in Resonanz.

Die Funktionsweise der Syrinx als doppeltes Klangorgan wird dadurch selbstverständlich nicht berührt; es treten im Gegensatz zum Säugerlarynx zwei primäre Schallquellen (zwei intermittierende Stimmspalte) in Funktion. Die physikalische Auswirkung ist eine besondere Lautverstärkung, auf die bereits 1826 von Savart (*50*) hingewiesen ist. In zahlreichen anderen Syrinxformen ist eine Resonanz beider syringealen Systeme jedoch mit Sicherheit auszuschließan, und die Vermutung Grützners, daß „dissonante Töne“ (im nun recht verstandenen Sinne) auf ungleichen mechanischen Verhältnissen beider Syrinxhälften beruhen, kann in vielen Fällen zutreffen. So lassen sich bei zahlreichen Vogelformen auffällige Längendifferenzen der Bronchien nachweisen, die oft als Folge der allgemeinen Verlagerung der Trachea (vorwiegend rechts) seitlich an die Wirbelsäule auftreten. Bei *Sula capensis* fand ich zwischen rechtem und linkem Bronchus einen Unterschied von 11 mm (51 und 40 mm; beiderseits 24 Bronchialringe) bei einem ziemlich gleichbleibenden Durchmesser von 8 mm. Bei *Stercorarius skua* ist der rechte

Bronchus der längere, mit 23 Halbringen gegen 19 links (Trachea rechts liegend); ähnlich bei *Dendrocygna autumnalis* (♀) 10,5 mm rechts gegen 9 mm links trotz gleicher Anzahl von Bronchialringen. Für *Megascops asio* gibt Maynard (*37*) 11 Ringe (11,4 mm) für den linken Bronchus an und 16 (15,3 mm) für den rechten.

Recht eigenartige Bronchialverhältnisse beschreibt Joh. Müller (*33*) bei *Steatornis caripensis*: „Am unteren Ende (der Luftröhre) befindet sich kein unterer Kehlkopf, sondern sie teilt sich in zwei Bronchien, welche denselben Bau haben wie die Luftröhre selbst, indem die Ringe vollständig sind. Der linke längere Bronchus hat 16, der rechte 11 vollständige Ringe bis zum Stimmorgan, welches ein Bronchuskehlkopf ist und also doppelt vorkommt" (Abb. s. Stresemann (*57*) p. 188, nach Beddard 1898).

Gänzlich asymmetrische Verhältnisse sind in den syringealen Ausweitungen (Bullae osseae) vieler Entenvögel gegeben, die bereits in anderem Zusammenhang (p. 476) besprochen sind. Sie führen morphologisch meist auch zu einer ungleichen Entwicklung der Bronchienlängen. Von besonderem akustischem Wert mag diese Asymmetrie beider bronchialen Systeme sein, wenn wie bei *Somateria* der eine (linke) Bronchus eine starke Ausweitung erfahren hat, während der andere normal ausgebildet ist (nach Schiöler, *52*). Auch beim Schellerpel (*Bucephala clangula* ♂) kann, ebenfalls im Zusammenhang mit der Ausbildung des syringealen Labyrinths, eine Aufweitung des rechten Bronchus auftreten (nach einem Alkoholpräparat der Sammlung des Zool. Museums).

In jedem Falle sind durch derartige Asymmetrien der Bronchienlängen und -weiten für beide syringealen bezw. bronchialen Systeme verschiedene Schwingungsbedingungen gegeben; es sind dementsprechend auch wie in dem erwähnten Luftkammerversuch die Schwingungen beider Teilsysteme einer gegenseitigen, bezw. zur trachealen Luftsäule verschiedenen Kopplung unterworfen. Wieweit freilich im einzelnen ungleiche mechanische Verhältnisse im Bereich von Syrinx und Bronchien in ihrem akustischen Effekt innerhalb der übrigen Schwingungsbeziehungen überwiegen, und wieweit sie für die Ausbildung artkennzeichnender Klänge maßgebend sind, das läßt sich nicht allgemein entscheiden und bedarf einer besonderen Bearbeitung der einzelnen Formen.

Mit Modellversuchen diesen Fragen beizukommen, erscheint aussichtslos; mir lag der Gedanke nahe, mit künstlichen Zungen, wie ich sie auf p. 481 kurz beschrieben habe, entsprechende Modelle (zwei Windrohre mit Zungen und einem gemeinsamen Ansatzrohr) anzufertigen; ich habe dieses Vorhaben aufgegeben in der Einsicht, daß

sich die so weitgehend differenzierten Kopplungsverhältnisse im Stimmorgan der Vögel nie wiedergeben lassen. Jeder derartige Versuch muß daran scheitern, daß er die gegenseitigen Verhältnisse von Dämpfung und Kopplung, wie sie im Stimmorgan des Vogels jeweils veränderlich vorliegen, nie treffen kann. Das gilt für die gegenseitigen Schwingungsbeziehungen beider Syrinxhälften zueinander ebenso wie für jedes andere mit diesen in Schwingungsausgleich stehende System, insbesondere also für Trachea, Bronchialrohre und claviculären Luftsack. Im weiteren ergeben sich die gleichen Verwicklungen auch für alle Spezialbildungen in Bau und Funktion des Stimmorgans. — Beim Rothalstaucher und mehr noch beim Haubentaucher (s. p. 474) hat jede schwingende „Zunge" zunächst ein eigenes Ansatzrohr; beide vereinigen sich in der Trachea zu einem zweiten gemeinsamen Ansatzrohr, eine Anordnung, die wahrscheinlich den eigentümlichen Klangcharakter im Lautschatz jener Art mitbestimmt. Bei *Steatornis caripensis* (s. p. 493) liegen ähnliche Verhältnisse vor; beide bronchialen Ansatzrohre sind jedoch ungleich lang (16 : 11), worauf bereits hingewiesen war.

Im Zusammenhang mit den dargestellten Schwingungsbeziehungen zwischen beiden syringealen Systemen sei hier auch der besondere Bau der Pinguintrachea erwähnt, die durch ein etwas schräg zur Sagittalebene gestelltes Septum zweigeteilt ist. Diese Scheidewand ist unverknöchert und mehr oder weniger weichwandig; bei Fingerdruck legt sie sich (bei *Spheniscus demersus* u. a.) ihrer vorgebildeten Form entsprechend in S-Form und läßt beiderseits dann einen freien Raum. Es liegt der Gedanke nahe, daß sich die Tracheakammerung in einer akustischen Isolierung der Klänge beider Trachea- und Syrinxhälften auswirken könne (vgl. 57 p. 617) und damit vielleicht für den Klangcharakter der Pinguine verantwortlich zu machen sei: meist rauhe und zugleich sonore Klänge, in denen gewisse Obertöne besonders stark und mit Geräuschbildungen untermischt hervortreten. Vom Gehör werden diese Lautklänge vielfach als uneinheitliche Klanggebilde empfunden („Zweiklang", vgl. p. 489).

Nach unseren Erörterungen über die akustischen Grundlagen der Schwingungsbeziehungen im Vogelstimmorgan ist eine solche Annahme jedoch mit Sicherheit auszuschließen. Das tracheale Septum ist seiner nachgiebigen Struktur entsprechend bei Lautgebung den Schwingungen selbst stark unterworfen, und die schwingenden Luftsäulen beider Tracheahälften treten ebenso miteinander in Wechselbeziehung wie beide syringealen Schwingungssysteme in normalen Ansatzrohren. Außerdem ist ja bereits im claviculären Luftraum die Möglichkeit der

Schwingungsübertragung zwischen beiden Systemen gegeben (vgl. p. 491). An der Ausbildung der besonderen Klänge der Pinguinlaute ist außerdem auch die Beschaffenheit der schwingenden Membranen mit beteiligt. Es sind (bei *Spheniscus demersus*, *Catarrhactes*, *Aptenodytes* u. a.) auffallend breite und wenig straff eingelagerte Membranen (M. tymp. int.), deren Schwingungen bereits als Einzelsystem Klänge mit geringer Frequenz des Grundtones hervorbringen. Bei Formen wie *Ardea*, *Phalacrocorax* u. a. finden sich ähnliche Beziehungen zwischen Membranausbildung und Klangcharakter.

Unter den einzelnen Pinguinarten hat das tracheale Septum eine verschieden weite Ausbildung erfahren; bei *Spheniscus demersus* und *Aptenodytes patagonica* erstreckt sich die Kammerung der Trachea auf $^{9}/_{10}$ und $^{4}/_{5}$ der Trachea-Länge, bei *Eudyptes chrysolophus* dagegen nur auf $^{1}/_{6}$ dieser Länge. Hier ist das Septum stark verknöchert, ebenso die Trachea selbst, die bei den vorhergehenden Formen eine nur leichte Verfestigung erfahren hat. Bei *Eudyptula minor* fehlt das Septum gänzlich (z. T. nach Watson; *68*). In ihren Lautäußerungen weisen die Formen mit nur gering ausgebildeter Scheidewand keine Besonderheiten auf, die die Annahme einer irgendwie wesentlichen Beeinflussung des Lautcharakters stützen könnten. Will man dem Septum, das sich in geringer Ausbildung auch bei einigen Tubinares findet, überhaupt eine funktionelle Deutung geben, so läßt sich nur annehmen, daß sie als Stützwand innerhalb der stark dorsoventral abgeflachten Trachea dient. Auch die Annahme, daß es sich bei dieser Scheidewand lediglich um ein phylogenetisches Relikt handelt, hat ihre Berechtigung. In embryonalen Stadien der Tracheaentwicklung wird eine Tracheakammerung, die der bei den Pinguinen gefundenen entspricht, allgemein beobachtet (nach Pycraft; *45*). Aehnlicher Auffassung ist auch Teresa: „Die Scheidewand in der Trachea der Pinguine, einer Vogelgruppe, die zweifellos sehr primitiv ist, erscheint als ein Rest des embryonalen Zeichens“ (1930; *60* p. 87).

b) Trachea und Bronchien als Eigensysteme.

Im Stimmorgan der Vögel sind hinsichtlich der Längen- und Weitenverhältnisse im Bau von Trachea und Bronchien zahlreiche morphologische Möglichkeiten entwickelt. Als Normalform kann auch hier wieder das Stimmorgan der Silbermöwe gelten, daß eingangs beschrieben ist. (s. p. 442, Abb. 1); Trachea und Bronchien dieser Art sind nach Form und Maßverhältnissen kennzeichnend für Ansatzrohr und Windrohr beim Vogel. Es ergibt sich die Frage, welche akustische Bedeutung

kommt einer solchen Normalform zu? Wieweit sind die Sonderausbildungen aller abweichenden Formen von besonderem akustischen Wert, und welchen Einfluß können sie auf den Klangcharakter der betreffenden Art haben?

aa) Dämpfung der Trachea.

Es wurde gezeigt, wie die Dämpfungsverhältnisse eines Ansatzrohres von der strukturellen Beschaffenheit der Wandung, die die schwingende Luftsäule umgibt, abhängig ist (p. 481). Beim Vogel ist darum die Verfestigung der Trachea von sehr wesentlicher Bedeutung für die Klangformung. Abänderungen der Dämpfungsgröße können sich in dreierlei Hinsicht auswirken: einmal auf die Schallintensität, die mit zunehmender Starrheit der Wandungen vergrößert wird. Bei Schwingungen der Luftsäule schwingen die Wandungen mit. Je nachgiebiger also das Material ist, umso größer ist der Energieverlust. Vergleiche zwischen den einzelnen Vogelformen hinsichtlich Lautstärke und Wandbeschaffenheit der Trachea können immer nur relativ sein; die Auswirkung einer festverknöcherten Tracheawand (wie bei *Anseres*, *Psittaci*, *Passeres*) und die weichwandigerer Trachealrohre (*Columbae*, *Galli*, *Accipitres*, *Ratitae*) ist stets nur ein Teilfaktor bei der Klangformung und ist als solcher an den einzelnen Formen zu untersuchen. Gleiches gilt auch für die vergleichende Untersuchung der Klangfarbe beim Vogel, auf die die Wandbeschaffenheit in besonders starkem Maße einwirkt. Je fester und härter die Wandungen sind, die die tracheale Luftsäule umschließen, umso fester wird auch die Kopplung (verminderte Dämpfung, engerer Resonanzbereich). In Luftröhren mit weicheren Wandungen ist die Dämpfung größer, und zwar sind die hohen Obertöne stärker gedämpft als die tiefen; das bewirkt also eine relative Begünstigung der tieferen Teiltöne. Im Empfindungseindruck wird der Klang dadurch weicher und voller. Bei einer Bearbeitung der einzelnen Vogelformen und ihrer Lautklänge wäre zu versuchen, Dämpfungswert und Resonanzbereich der Trachea festzustellen und mit den Ergebnissen einer Klanganalyse in Verbindung zu bringen.

Schließlich wirkt sich verschieden starke Nachgiebigkeit der Rohrwandungen auch auf die Tonhöhe (Grundschwingung) der Lautklänge aus. Diese zunächst überraschende Feststellung geht bereits auf Savart (1823; *49*) zurück (vgl. Stresemann; *57*, p. 612); in neuerer Zeit ist sie von Taylor (1913; *59*) bestätigt, der die Schallabsorptionskoeffizienten verschiedener Stoffe maß. Stoffe wie Holz, Pappe, Papier, Filz u. a. wurden als Wandfläche einer Pfeife (mit rechteckigem Quer-

schnitt) benutzt. Dabei ergab sich je nach der Nachgiebigkeit der einzelnen Stoffe eine Tonvertiefung. „Offenbar muß jede Nachgiebigkeit der Wände die Frequenzen verkleinern, die Eigentöne also vertiefen, denn sie stellt eine Verringerung des vorhandenen Zwanges dar, unter dem die Bewegung erfolgt. Jede Verkleinerung der die Bewegung regulierenden Kraft bewirkt aber eine Verlangsamung derselben" (Kalähne; *17* p. 257).

Die Verteilung der weichen und festen Baubestandteile der Trachea (interannuläre Membranen und knöcherne oder knorpelige Ringe) kann im ganzen Verlauf der Trachea annähernd gleichmäßig sein, wie bei *Podiceps cristatus* (p. 476) und *Larus argentatus* (p. 444) als je ein Beispiel für knöcherne und knorpelige Luftröhren. Ist die Verteilung ungleichmäßig, so bedeutet das eine besondere Komplizierung auch der Dämpfungsverhältnisse. Bei *Seleucides nigricans* (s. Abb. bei Stresemann; *57* p. 184, nach Forbes) nehmen die Membranen zwischen den unteren (4.—11.) Trachealringen fast die doppelte Breite der Ringe ein, während im oberen Abschnitt der Trachea die Ringe eng aneinander liegen. Bei *Podiceps ruficollis* fand ich eine auffallende Wandverdünnung im Bereich einer leichten Aufweitung im unteren Trachealabschnitt, auf die bereits in diesem Zusammenhang hingewiesen sei.

bb) Länge der Trachea.

Entsprechend den Erscheinungen bei Zungenpfeifen erfolgt auch im Stimmorgan der Vögel mit Zunahme der Trachealänge eine Tonerniedrigung der in der Syrinx erzeugten Klänge. Die Versuche Myers (*36*) an einem lebenden Haushahn ergaben bei einer Verkürzung der Trachea (Tracheotomie) um etwa die Hälfte eine Erhöhung der Frequenz von 375 auf 500 Hertz. Das entspricht einer Tonerhöhung von etwa $\varphi = 109$ auf $\varphi = 119$. Wir hatten jedoch gesehen, daß bei Zungenpfeifen der Ton durch das Ansatzrohr nicht beliebig vertieft werden konnte, sondern bei einer Ansatzrohrlänge, für die der Eigenton des Ansatzrohres dem der schwingenden Zunge entsprach, auf den Zungenton zurücksprang; die Dämpfungsverhältnisse waren für das Ausmaß dieser Sprünge bestimmend. Finden sich, entgegen den bisherigen Erfahrungen, etwa ähnliche Kopplungserscheinungen auch beim Vogel?

Untersuchungen darüber sind mit erheblichen methodischen Schwierigkeiten verknüpft. Einmal läßt sich die Trachea nicht beliebig bis zur Syrinx verkürzen, da die Klangerzeugung mit Oeffnung des claviculären Luftsacks aussetzt. Auch bei Syrinxformen mit hoher Eigenspannung der Membranen (vgl. *Anser* p. 49) sind die Anblasebedingungen nach

Luftsackköffnung sogleich stark verändert. Ferner sind auch die schwingenden Membranen der Vogelsyrinx bei Lautgebung jeweils sehr wechselnden Spannungsverhältnissen unterworfen. Bei Versuchen am lebenden Vogel, wie sie von Myers ausgeführt sind, dürfte als wahrscheinliche Fehlerquelle auch ein infolge der Operation verändertes psychisches Verhalten des Versuchstieres zu berücksichtigen sein.

Um möglichst konstante Versuchsbedingungen zu haben, nahm ich in meinen folgenden Untersuchungen einen frischtoten Hahn, dessen Syrinx ich durch Einblasen in den (linken) Abdominalluftsack zum Anklingen brachte. Die Länge des Trachealrohres betrug 106 cm (110 Trachealringe) zwischen Larynx und Syrinx (ventral gemessen). Abgesehen vom stark dorsoventral ausgezogenen unteren Trachealabschnitt (siehe Abb. 11), der etwa 15 verknöcherte Trachealringe aufweist, ist die Trachea weichwandig. Zunächst erhielt ich bei schwächerem Anblasen einen Klang mit einem Grundton von etwa $\varphi = 97$ (3,8 mm Periodenlänge = 261 Hertz); diesem Klang war jedoch eine besonders kräftige Teilschwingung überlagert, so daß diese für den Gehörseindruck bestimmend war (Abb. 27a). Stärkeres Anblasen (dessen Luftdruckaufwand sich in einem optimalen Ansprechen der Hahnensyrinx ergab; bei späteren ähnlichen Untersuchungen wären Luftdruckmessungen zu empfehlen) ergab einen Klang mit der höheren Frequenz von etwa $\varphi = 109{,}5$ (2,66 mm = 376 Hertz), dem gleichfalls eine Teilschwingung (von halber Länge) überlagert ist. Diese ist so ausgeprägt, daß die Grundschwingung dem Auge zunächst kaum auffällt und nur durch Abdecken sichtbar wird (Abb. 27b). In Tabelle I bringe ich die Ergebnisse der dann bei schrittweiser Verkürzung vorgenommenen Klangversuche. Die Anblasestärke war bei allen fünf Versuchen annähernd die gleiche.

Von diesen Differenzen der einzelnen Grundschwingungen weicht der empfindungsmäßige Eindruck der Tonhöhenänderung ab, wahrscheinlich wegen der jeweils wechselnden Obertonverhältnisse, die zu analysieren wären. Nach einer von Fräulein Dr. Leuxs (K.-W.-Institut für Hirnforschung) freundlicherweise vorgenommenen Schätzung war im Gehörseindruck das Intervall zwischen a und b (Tabelle 1) eine Quinte (!), zwischen b und c ein ganzer Ton und zwischen c und f fast eine Quarte. Die Tracheaverkürzungen ergeben also eine stetige Erhöhung des Tones. Der Einfluß des restlichen, im claviculären Luftsack liegenden Trachealstumpfes (von 25 mm Länge = 29 Trachealringe bis zur Membrana trachealis; vgl. p. 465) wird eine weitere Tonerhöhung sein, über deren Ausmaß wir auf Schätzungen angewiesen sind. (Nach der zweiten Tracheaverkürzung (56 mm) ergaben sich

Tabelle I.

	1. Versuchsbedingungen	2. Gemessene Periodenlängen (1000 mm = 1 sec.)	3. Schwingungen in Hertz (v. d.)	4. Phonetische Bezifferung φ
a	Larynx vorhanden; schwaches Anblasen (Spaltweite 3,5 × 10 mm).	3,8	263	97
b	Larynx vorhanden; starkes Anblasen	2,7	370	109
c	Larynx abgeschnitten (Weite der Trachea 7 × 11 mm)	2,5	400	111,5
d	1. Tracheaverkürzung (um 28 mm = 29 Ringe) (Weite der Trachea 6 × 7,5 mm)	2,25	444	115
e	2. Verkürzung (um 56 mm = 57 Ringe) (Weite der Trachea 6 × 6,5 mm)	2,1	476	117,5
f	3. Verkürzung (um 81 mm = 81 Ringe) (Weite der Trachea 5 × 5,5 mm)	1,93	518	120,5

außer den in der Tabelle wiedergegebenen Perioden von 2 und 2,1 mm im Kurvenbild teilweise auch größerer Grundschwingungen (4,11—5 mm) von freilich nur geringer Amplitude. Worauf diese beigelagerte tiefere Grundschwingung zurückzuführen ist, ließ sich nicht entscheiden).

Die Tonvertiefung der syringealen Klänge liegt also beim Haushahn unter den gegebenen Bedingungen innerhalb einer Schwingungsperiode (vgl. p. 503) und erreicht die Resonanzstelle nicht. Tonsprünge sind nicht ausgebildet. Es bleibt zu untersuchen, ob das allgemein auch für andere Arten mit normalen Trachealängen zutrifft und wie sich die Verhältnisse gestalten, wenn beim lebenden Vogel syringeale Klänge mit besonders hoher Frequenz auftreten. Auch liegt der Gedanke nahe, daß der Verkürzbarkeit der Vogeltrachea in Beziehung zu Kopplungs- und speziellen Resonanzerscheinungen eine gewichtige Funktion zukommt. Wieweit der Vogel die Fähigkeit, die Trachealänge zu variieren, während der Lautgebung ausnutzt, ist noch nicht untersucht. Die Versuche von Myers (an *Gallus g. domesticus*), in denen durch Reizung der Musculi tracheolaterales (sternotracheales Myers) eine Verkürzung der Trachea und zugleich eine Tonerhöhung erreicht wurde, können uns hier keinen Anhalt geben, da durch die Muskelkontraktionen auch die syringealen Spannungsverhältnisse abgeändert sein können, worauf bereits Stresemann (57) hingewiesen hat.

cc) Extensive Trachealängen.

Ihren Einfluß auf die syringealen Klänge untersuchte ich zunächst an einem Kranich (♀), der neunjährigen „Trana“ Dr. Heinroths, die mir in frischtoten Zustande zur Verfügung stand. Bei kräftigem Einblasen in den (linken) Postthorakalluftsack ergab sich ein lautschallender,

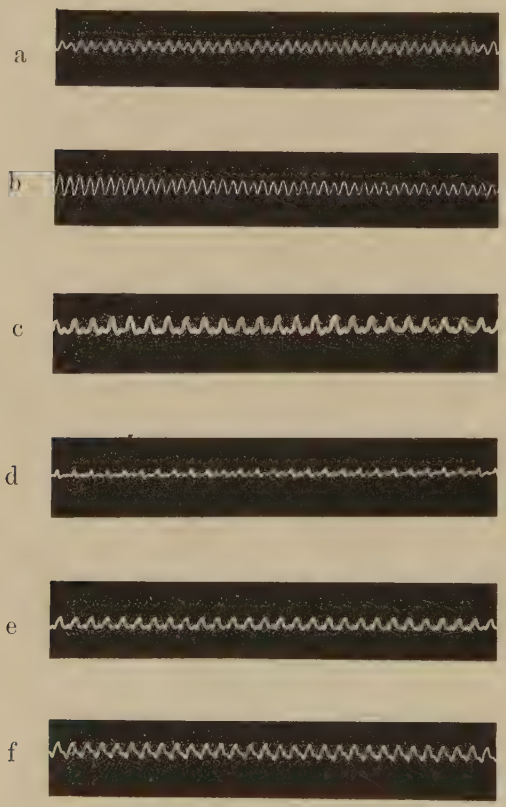

Abb. 27.
Frequenzänderungen bei schrittweiser Verkürzung der Luftröhre eines Hahnes (a—f, s. p. 499).

rein und hell empfundener Klang; bei nur wenig schwächerem Luftaufwand sank die Tonhöhe (im Empfindungseindruck), der Klang war lauter und es waren ihm rauhe, als Schmettern empfundene Teiltöne beigemischt. Bereits die Frequenzkurven von beiden Klängen (vgl. ihre Werte in Tab. II) geben ein recht bezeichnendes Bild. Die weiter unten abgebildeten Oszillogramme beider Klänge geben eine getreue Darstellung auch der Amplitudenverhältnisse.

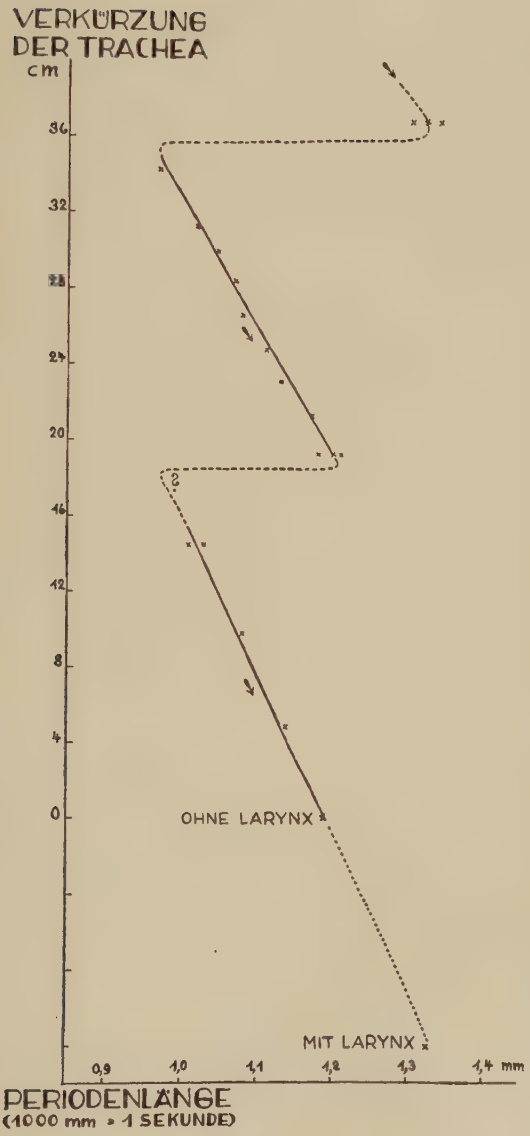

Abb. 28. Kopplungs- und Resonanzerscheinungen im Trachealrohr eines Kranichs (*Grus grus*), festgestellt durch schrittweise Verkürzung (des Halsabschnittes) der Trachea.

Die folgende Zusammenstellung bringt die Ergebnisse der einzelnen Tracheaverkürzungen, die in der beigefügten Kurve (Abb. 28) auch graphisch zur Darstellung gebracht sind. Dazu ist noch zu sagen, daß aus versuchstechnischen Gründen die einzelnen Abschnitte zunächst unzweckmäßig groß gewählt wurden. Wie das Kurvenbild zeigt, ist darum der erste Tonsprung nicht so scharf getroffen wie der zweite; das Fragezeichen im Kurvenknick besagt also, daß die genaue Lage des Tonsprungs fraglich ist. Ebenso geben die gestrichelten Kurvenabschnitte lediglich den vermutlichen Kurvenverlauf an. In Tabelle II beziehen sich die nicht eingeklammerten Zahlen auf die jeweils gemessene Grundschwingung, die von sehr verschiedenem Wert für den Gehörseindruck sein kann, je nach dem Verhältnis ihrer Amplitude zu der der Obertöne. In den Zeilen g und h sind zwei Grundschwingungen eingetragen, die an verschiedenen Strecken des Kymogramms auf-

traten und zu einander im Oktavenverhältnis stehen. In den Kurven für die 4. und 7. Tracheaverkürzung (Zeile f und i) zeigten sich nur die Werte für die tiefere Oktave als Grundschwingung. Trotzdem waren vermutlich die Werte für die höhere Oktave, die als Oberton auftraten, für den Gehörseindruck bedeutsamer. In ähnlicher Weise gingen die nach der 11. und 12. Tracheaverkürzung (Zeile m und o) erhaltenen Längen der Grundschwingung (1,02 und 0,97) nahezu

Tabelle II.

	1.	2.		3.		4.	
	Versuchsbedingungen	Gemessene Periodenlängen (1000 m = 1 Sek.)		Schwingungen in Hertz (v. d.)		Phonetische Bezifferung φ	
		a	b	a	b	a	b
a	Larynx vorhanden; Länge der Trachea zwischen Brustwand und Larynx; 37 cm; Kehlspaltweite: 18 × 4 mm).	1,33	—	751	—	133,5	—
b	Larynx abgeschnitten; Tracheaweite: 10 × 14 mm	1,19	—	840	—	137	—
c	1. Tracheaverkürzung: 49 mm, 34 Ringe; Weite: 8,5 × 10 mm	1,14	—	877	—	138,5	—
d	2. Verk.: 98 mm, 59 R., W.: 8,5 × 9,5 mm	1,08	—	926	—	140,5	—
e	3. „ 145 „ 80 „ „ 8 × 9 „	1,03 bis 1,01	—	971 bis 991	—	142 bis 142,5	—
f	4. „ 193 „ 100 „ „ „ „	(1,18) bis (1,21)	2,36 bis 2,42	848 bis 827	424 bis 413	(137,5) bis (126,5)	113,5 bis 112,5
g	5. „ 213 „ 108 „ „ „ „	1,17	2,34	855	427	137,5	113,5
h	6. „ 231 „ 116 „ „ „ „	1,13	2,27	885	441	139	115
i	7. „ 139 „ 123 „ „ „ „	(1,11)	2,23	901	448	(139,5)	115,5
k	8. „ 267 „ 131 „ „ „ „	1,08	—	926	—	140,5	—
l	9. „ 285 „ 139 „ „ „ „	1,07	—	935	—	140	—
m	10. „ 300 „ 145 „ „ „ „	1,05	—	952	—	141,5	—
n	11. „ 214 „ 150 „ „ „ „	1,02	—	981	—	142,5	—
o	12. „ 343 „ 159 „ „ „ „	0,97	—	1031	—	144	—
p	13. „ 370 „ 169 „ „ „ „	1,30 bis 1,34	—	769 bis 746	—	134 bis 133	—

in die nächst höhere Oktave mit den entsprechenden Längen 0,51 bezw. 0,48 über.

Die eingeklammerten Werte wurden also selbst nicht als Grundschwingung gemessen. In der graphischen Darstellung, die die in diesen Werten sich ausprägenden Kopplungserscheinungen zur Anschauung bringen soll, ist trotzdem nach dem ersten Tonsprung der Wert 1,18 (bis 1,21) zugrunde gelegt und nicht die gemessene Grundschwingung vom doppelten Wert 2,36 (bis 2,42). Die Berechtigung zu diesem Vorgehen wäre durch eine Klanganalyse nachzuweisen; sie scheint mir jedoch durch das Verhältnis der übrigen gemessenen Kurvenwerte zueinander bereits gegeben zu sein. — Es sei hier besonders betont, daß für die Darstellung der Frequenzänderung die Verwendung allein der Grundschwingungen ausreicht. Für eine Untersuchung der Abänderung der Obertonverhältnisse, die hier zu weit führen würde, ist jedoch eine nach amplitudengetreuen Oszillogrammen durchgeführte Klanganalyse notwendig.

Die durch die Tracheaverkürzungen gewonnenen Werte stellen also zwei deutlich ausgeprägte Resonanzperioden (mit Tonsprüngen) im Halsabschnitt der Trachea (37 cm, 169 Trachealringe) dar, mit denen auch der Gehörseindruck ganz übereinstimmt. Beide Perioden sind annähernd gleich lang. Der erste Tonsprung („Resonanzstelle", vgl. p. 484) liegt etwa bei einer Verkürzung des Ansatzrohres um 18 cm und ist anscheinend mit der vierten Durchschneidung (193 mm) gerade überschritten. Die erste Resonanzperiode umfaßt etwa 18 φ, die zweite 15 φ.

Die Ordinate (— 12) für den Periodenwert 1,33 („mit Larynx") ist willkürlich gewählt; sie geht aus einer angenommenen gradlinigen Verlängerung (punktierte Linie) der bei der Tracheaverkürzung erhaltenen Kurve hervor und soll veranschaulichen, daß der Einfluß der (teilweisen) Tracheaabdeckelung durch den Larynx etwa dem einer zusätzlichen Rohrlänge von 12 cm entspricht. (Vergl. weiter unten). - Ich erwähne hier auch, daß sowohl unter den Versuchsbedingungen von Zeile a wie unter denen von Zeile b außer den Werten 1,33 (bezw. 1,19) an einzelnen Abschnitten der betreffenden Kymogramme auch erheblich tiefere Grundschwingungen von 6,8 bis 7 (bezw. 6,3) cm eingelagert waren, über deren Ursprung mir jedoch keine sicheren Anhaltspunkte vorliegen. In den bei den weiteren Verkürzungen erhaltenen Klängen fehlten entsprechend tiefe Grundschwingungen.

Der im Körper liegende restliche Abschnitt der Kranichtrachea maß bei dem von mir untersuchten Weibchen (Abb. 29) bis zur Syrinx 47 cm. Ob sich unter den gegebenen Versuchsbedingungen auf die

Länge weitere zwei oder drei Resonanzperioden verteilen, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden; der Wert 47 cm entpricht keinen ganzzahligen Vielfachen von 37/2 (der halben Länge des Halsabschnittes der Trachea). Diese Unstimmigkeit ist vielleicht (?) darauf zurückzuführen, daß die Trachea in ihrem unteren Abschnitt eine Erweiterung aufweist (10 × 10,5 mm auf ca. 5 cm Trachealänge, beginnend etwa 4 cm oberhalb der Syrinx). Im Bereich der Sternalschlinge bleibt die Rohrweite annähernd die gleiche wie im Halsabschnitt (8 × 9 mm).

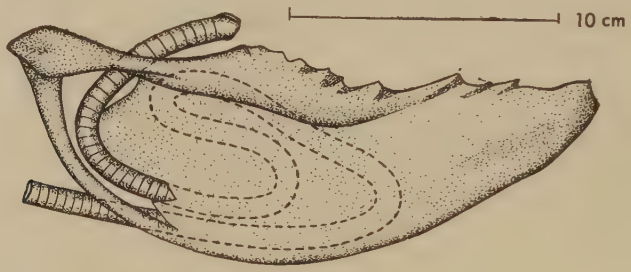

Abb. 29.
Trachealschlingenverlauf im Brustbein eines neunjährigen Kranichweibchens (*Grus grus*).

Es ist freilich auch zu beachten, daß ja der nach Abschneiden des Larynx erhaltene Frequenzwert 1,19 nicht den tiefsten Klang darstellte, sondern daß der Klang durch die Wirkung des Larynx noch weiter vertieft wurde. Auch folgender Versuch weist darauf hin, daß bei dem „ohne Larynx" erhaltenen Frequenzwert 1,19 eine neue Resonanzstelle, wie man sie nach der graphischen Darstellung annehmen möchte, noch nicht erreicht ist: wie andere Vogelluftröhren ist auch die Kranich-Trachea verkürzbar, abgesehen von dem im Sternum eingelagerten Anteil, der völlig starr ist. Der Halsabschnitt (zwischen Larynx und Außenwand des claviculären Luftsacks) schwankt zwischen 30 cm (als Minimum), 37 cm in Normallage und 42 cm bei (zwanglos) ausgestreckter Trachea. Eine bei langsamer Streckung dieses Luftröhrenabschnittes und gleichbleibenden Anblasebedingungen vorgenommene Frequenzaufnahme ergab eine stetige Vertiefung der Tonhöhe von $\varphi = 76{,}5$ (bis 77) auf $\varphi = 79{,}5$ (6,8 und 6,3 mm Länge der Grundschwingung). Im Vergleich zu den Tonhöhendifferenzen innerhalb der Schmetterstrophen eines Kranichs erscheint diese Tonhöhenänderung unbedeutend; sie entspricht in ihrem Ausmaß der in Tabelle II angeführten Tonerhöhung nach Abtrennung des Larynx. Die Längendifferenz

von 12 cm deckt sich überraschend gut mit der aus der graphischen Darstellung abgelesenen Länge, deren akustischer Effekt gleich dem der Trachea-Abdeckelung durch den Larynx ist. — Den Wert 6,3 erhielt ich in diesem Versuch bei einer Ansatzrohrlänge von 30 cm, im zweiten Versuch dagegen bei 37 cm (Normallage); beide Versuche lagen zeitlich (etwa 10 Minuten) auseinander, und die Gewähr für gleiche Anblasebedingungen ist nicht gegeben; die Frequenzwerte beider Versuche sind deshalb nicht unmittelbar miteinander vergleichbar.

Viel auffälliger als die Tonvertiefung war bei Streckung der Trachea sowohl im Gehörseindruck als auch im Kurvenbild der langsame Uebergang vom einheitlich empfundenen Klang zum Schmettern; er ist kennzeichnend auch für den Lautschatz des Kranichs und ist akustisch durch besondere Kopplungsbeziehungen zwischen syringealen Klängen und Ansatzrohr bedingt. (Von der Beteiligung der übrigen Teilsysteme sei hier abgesehen.) Für den Klangcharakter ist vor allem die Einlagerung tieferer Grundtöne von Bedeutung sowie die Vergrößerung der Amplituden, die in den unten wiedergegebenen Kurven am besten zum Ausdruck kommt (Abb. 44). Der Uebergang zwischen den einzelnen Abschnitten ist stetig. Die als Schmettern empfundenen Klänge (mit tieferer Grundschwingung und größerer Amplitude) sind vielleicht auf ein festeres Kopplungsverhältnis der beteiligten Schwingungssysteme zurückzuführen als es bei den mit kürzerer Länge des Trachealabschnitts erhaltenen Klängen vorliegt.

Eine mathematische Behandlung dieser Erscheinungen würde hier zu weit führen; sie hätte die einzelnen Kurvenwerte miteinander in Beziehung zu setzen. Es ist vielleicht kennzeichnend, daß der Wert 6,3 das Fünffache der Frequenz des ursprünglichen Klanges 1,24 eben überschreitet. Bei den Frequenzkurven in Tabelle II zeigen sich bei entsprechenden Uebergängen vom einfacheren Klang in den (stärker gekoppelten?) Klang ähnliche Beziehungen, die von physikalischer Seite eine weitere Bearbeitung finden mögen. — Auch muß ich hier betonen, daß ich unter den gegebenen Versuchsbedingungen für eine mathematische Genauigkeit der in den Tabellen angegebenen Werte nicht eintreten kann; es können immer nur Annäherungswerte sein, denn im Vergleich zu jeder etwa ähnlichen Untersuchung an physikalischen Klanginstrumenten sind ja, wie im vorliegenden Falle, die Versuchsbedingungen am tierischen Organismus sehr viel ungünstiger. Auch das Anblasen mit dem Mund kann nur ein Behelf sein. Hier liegt zunächst nur die Aufgabe vor, jene ausgesprochenen Kopplungserscheinungen als solche nachzuweisen und zu belegen.

Es sei hier kurz gesagt, daß sich auch nach Ausschaltung des im Sternum eingelagerten Trachealabschnitts (37 cm) noch Anblaseversuche anstellen ließen; ich verschloß die Brustöffnung mit feuchter Watte und ließ dabei den syringealen Abschnitt der Trachea (10 cm) frei nach außen endigen. Die bei diesen Versuchen erzielten Klänge sind aber für eine Auswertung nicht brauchbar, da nach Oeffnung des Luftsacks und Durchtrennung des unteren Trachealabschnitts die Spannungsverhältnisse der syringealen Membranen abgeändert und damit zu ungleiche Versuchsbedingungen geschaffen waren.

Das Auftreten von Resonanzperioden ist in weitestem Maße von den Dämpfungsverhältnissen der beteiligten Systeme, vor allem also von denen des Ansatzrohres abhängig. Nach unseren physikalischen Ausführungen ist diese Tatsache selbstverständlich; sie bedarf aber in Anwendung auf die einzelnen Vogelformen und deren Stimmakustik noch sehr eingehender Untersuchungen. Ich habe versucht, diesen Fragen mit einem Modellversuch näherzukommen, dessen Ergebnis ich hier kurz wiedergebe, obwohl dieses nur als vorläufig gewertet werden möchte. Es stellen sich Probleme heraus, die einer genaueren Bearbeitung von physikalischer Seite bedürfen, bevor sie auf die Verhältnisse beim Vogel anwendbar sind. Bei meinem Versuch handelte es sich um eine Membranpfeife, wie ich sie bereits auf p. 481 beschrieben habe. Die lichte Weite der Messingröhre mißt 7 mm, die Wandstärke 0,5 mm; die Länge des Windrohrs war 33 mm, die des Ansatzrohrs 118 mm; diese Maße sind beliebig gewählt. Bei Anblasen ergab die Pfeife einen Klang mit der Grundschwingung von 1,7 mm; das entspricht etwa $\varphi = 124$. Als eigentliche auswechselbare Ansatzröhre dienten Gasschläuche von 8 mm lichter Weite (Wandstärke 2 mm), in die das Messingrohr der Pfeifen gut einpaßte. Um bis zu einer beliebig gewählten Ansatzrohrlänge von 95 cm (gerechnet vom freien Ende des Messingansatzrohres) alle Längen auswechseln zu können, benutzte ich 10 solcher Gasschläuche von 6, 16 u. s. f. bis 96 cm Länge (jeweils 1 cm als Anschlußstück an die Messingröhre). Durch Einschieben der Messingröhre in diese Ansatzschläuche waren alle Zwischenlängen gegeben.

Es zeigte sich zunächst eine stetige Tonvertiefung bis zu einer Ansatzrohrlänge von 8,5 cm bei gleichzeitiger Abnahme der Schallintensität; sodann mischten sich kräftige und rauh empfundene Klänge niedrigerer Frequenz bei. Diese Klänge, die ähnlich wie beim Kranichversuch als Schmettern empfunden wurden, blieben dann auch bei weiterer Verlängerung der Ansatzstücke in allen folgenden Klängen

bei. Eine zweite Periode bezw. Resonanzstelle machte sich noch im Bereich einer Ansatzrohrlänge von etwa 18 cm bemerkbar, wo die Klangintensität stark herabgesetzt war und das Schmettern als besonders unrein empfunden wurde. Weitere Resonanzstellen waren nicht festzustellen. Dagegen machte sich eine stetige Vertiefung des Grundtones bemerkbar, die auch mit dem Gehör wahrgenommen wurde. Die auch hier mit Hilfe von Rußtrommelkymogrammen gewonnenen Frequenzwerte bringt die folgende Uebersicht:

Tabelle III.

Länge des Ansatzrohres in cm	Gemessene Längen der Grundschwingung in mm (1000 mm = 1 sec.)	Phonetischer Wert φ
0	1,7	124
5	0,94	145,5
10	3,2	103
15	3,5	100
20	4,5	91
25	5,4	85
30	6,1	80,5
35	6,8	77
40	7,6	73
45	8,1	70,5
50	8,6	68,5
55	9,4	65,5
60	10,5	61,5
65	11,3	59
70	12,0	57
75	12,5	55,5
80	13,1	54
85	13,7	52,5
90	14,5	50,5
95	15,2	49

In einem Koordinatensystem eingetragen ergeben die Werte für die Länge des Ansatzrohres mit denen für φ eine logarithmische Kurve. Wieweit einzelne etwas abseits des Hauptkurvenverlaufes liegende Werte auf Fehlerquellen (Anblasen mit dem Mund?) oder etwa besondere periodische Erscheinungen zurückzuführen sind, sei hier nicht weiter untersucht. Die bei noch kurzen Ansatzrohrlängen (bis 15 cm) erhaltenen Werte passen sich, wie schon die Tabelle zeigt, dem Kurvenverlauf nicht recht ein; die besondere Lage dieser Werte geht offenbar auf die erwähnten speziellen Kopplungserscheinungen zurück, die sich bei kurzen Ansatzrohren am stärksten auswirken. Der Klang mit der Grundschwingung $\varphi = 145{,}5$ war, wie der Klang der Pfeife ohne

Ansatzrohr (φ = 124), noch frei von dem Schmettern, das den übrigen Klängen den besonderen Charakter gab. Auch noch bei einer Ansatzrohrlänge von 20 cm ergab sich außer dem als Schmettern empfundenen Klang mit dem Grundton φ = 91 zeitweilig ein „reiner" Klang mit der Grundschwingung 0,97 mm (φ = 144,5).

Im Kymogramm stellten sich die Schmetterklänge gegenüber den einheitlich („rein") empfundenen Klängen (Abb. 30a), abgesehen von der größeren Grundschwingung, in periodischen Amplitudenänderungen dar (Abb. 30b). Ein amplitudengetreues Oszillogramm würde die gleichen Erscheinungen noch besser wiedergeben.

Die Vergrößerung der Periodenlänge von 3,2 auf 15,2 mm (bei einem Ansatzrohrzuwachs von 85 cm) entspricht einer Tonhöhendifferenz von 54 φ, wenn wir den ursprünglichen Pfeifenklang (φ 124 bei 95 cm Ansatzrohr) mit einbeziehen 75 φ. Im Vergleich mit den von W. Weber und Joh. Müller angestellten Versuchen mit Ansatzrohrverlängerungen (s. p. 483 ff.) sind die hier erzielten Ergebnisse in zweierlei Hinsicht

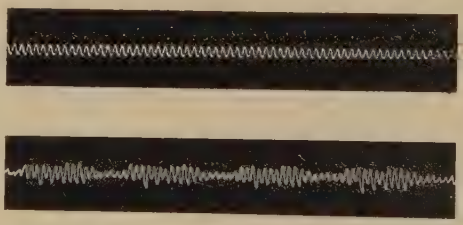

Abb. 30. Kymogramm eines „reinen" Klanges (Grundperiode 0,4 mm (1000 mm = 1 sec.) bei 5 cm Ansatzrohr) und das eines „Schmetterklanges" (14,1 mm bei 88 cm Ansatzrohr); s. Text.

überraschend: ein starkes Zurücktreten der Resonanzperioden und die mit zunehmender absoluter Länge des Ansatzrohres stetig sinkende Frequenz der Grundschwingung. Beide Erscheinungen beruhen offenbar auf den besonderen Dämpfungsgraden von Ansatzrohr und Pfeife und deren gegenseitigem Verhältnis zueinander; sie sind als physikalische Aufgabe eingehender zu behandeln.

Das Auftreten von Resonanzperioden in der Trachea des Kranichs und die am Modellversuch besonders deutlich gezeigte Abhängigkeit dieser Erscheinungen von den Dämpfungsverhältnissen hat allgemeinere Bedeutung auch für zahlreiche andere Tracheaformen mit extensiver Länge; diese führt bei einigen Vögeln zu auffallenden Schlingenbildungen der Luftröhre, deren verschiedene Ausbildungsformen u. a. von Forbes (*16*, p. 347) und Stresemann (*57* p. 184) zusammenfassend geschildert sind. Maynard (*31* p. 285) hat eine eigentümliche Trachealschlinge beim Männchen von *Aramus vociferus* (Abb. 31) beschrieben;

Yarrell (1833; *73* T. 19) zeigt eine solche von *Platalea leucorodia* (Abb. 32).

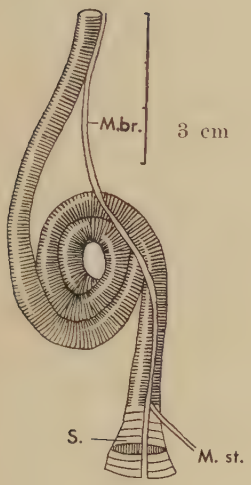

Abb. 31.

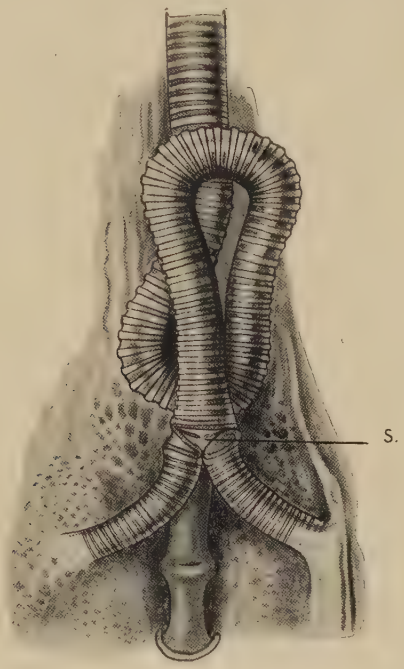

Abb. 32.

Abb. 31. *Aramus vociferus* ♂. Linke Seitenansicht der Luftröhrenschlinge; M. br. und M. st. = Musculus bronchotrachealis und sternotrachealis; S. = Syrinx; (Nach Maynard 1928: *31* p. 286).

Abb. 32. *Platalea leucorodia.* Ventralansicht der Luftröhrenschlinge. S. = Syrinx. (Nach Yarrell 1833; *73* T. 19).

Die morphologischen Unterschiede dieser Trachealschlingen erstrecken sich auf die Wandbeschaffenheit. Ueber ihre Auswirkung auf den Lautklang der einzelnen Vogelarten läßt sich nur wenig Allgemeines sagen. „Je größer die absolute Länge des Ansatzrohres, desto tiefere Grundtöne und desto zahlreichere Obertöne können zur Resonanz gebracht werden. Verlängerung der Trachea gewährt also die Möglichkeit zur Erzeugung eines volleren und tieferen Klanges“ (Stresemann, *57* p. 619). Diese Angabe hat Geltung beispielsweise für die Ergebnisse des Modellversuchs. Das Auftreten der Resonanzperioden im Trachealrohr des Kranichs zeigt jedoch, daß eine Verallgemeinerung dieser Auffassung auf das Stimmorgan der Vögel nicht zulässig ist. Die

Dämpfung des Ansatzrohres ist offenbar von maßgeblichstem Einfluß auf diese Erscheinungen. Bei den einzelnen Formen mit anomal langer und aufgebundener Luftröhre ist darum der akustische Effekt im Rahmen aller Teilsysteme von Fall zu Fall einzeln zu bearbeiten.

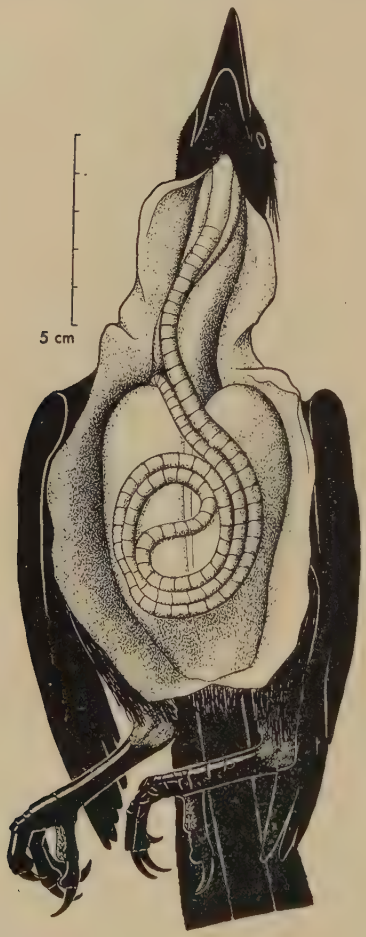

Abb. 33.
Phonygamus keraudrenii ♂ ad. Verlauf und Lagerung der Trachealschlinge.

Hinsichtlich der Abhängigkeit der Kopplungs- und Resonanzerscheinungen vom Außmaß der Dämpfung ist wohl beachtenswert, daß offenbar alle derartig langen Tracheen stark verknöchert sind. Gegenüber Luftröhren mit nur knorpeligen Ringen besitzen sie also einen verhältnismäßig geringen Dämpfungsgrad und zeigen entsprechend stärker ausgeprägte Kopplungserscheinungen. Eine Sonderstellung nimmt die Trachea des Auerhahns (*Tetrao urogallus* ♂) ein, dessen Trachealringe unverknöchert und von entsprechend nachgiebiger Beschaffenheit sind; die Tracheaverlängerung ist jedoch im Vergleich mit anderen Formen relativ gering; nach einer Abbildung von Yarrell (1833; 73 T. 21) beträgt sie etwa $^2/_5$ einer angenommenen normalen Länge. — Von den zahlreichen Formen mit verknöcherter Trachea sei hier die Trachealausbildung bei *Phonygamus* (Paradiseidae) geschildert, dessen Trachea durch ihre erstaunliche relative Länge vielfach Beachtung gefunden hat (s. Abb. Stresemann; 57 p. 329). Bei einem Männchen von *Phonygamus keraudrenii* (Alkoholmaterial Zool. Mus. Berlin) mißt die Trachea fast 50 cm bei nur etwa 8—9 cm unmittelbarer Entfernung zwischen Larynx und Syrinx. Der Körpergröße nach kommt diese Art etwa der Misteldrossel (*Turdus viscivorus*) gleich.

Die Trachea liegt in mehreren Schlingen außerhalb des Körpers flach auf Brust- und Bauchmuskulatur unter der Haut (Abb. 33). Die Trachealschlingen bilden ein festgefügtes Ganzes. Die lichte Weite der Trachea schwankt zwischen 2,5—3 mm (beim Austritt aus dem Brustraum) und etwa 4 mm im oberen Halsbereich. Bei zweien von Pavesi (*41*) abgebildeten Schlingen (ebenfalls *Phonygamus keraudrenii*) ist das Verhältnis von Tracheaweite zu -länge sogar 3 (bis 4) mm : 600 mm und 3,5 (bis 4,5) mm : 670 mm. Die Schlingenbildung ist am stärksten beim alten Männchen entwickelt; bei jüngeren Stücken findet man alle Zwischenlängen. Sie fehlt nach Salvadori (*47*) nur bei jungen Weibchen.

Ohne genauere Klanguntersuchungen am Vogel selbst läßt sich auch hier kein einwandfreier Nachweis über die akustischen Beziehungen zwischen Tracheagestaltung und Klangcharakter der Art gewinnen. Trotzdem sei hier kurz auf die im Schrifttum vorliegenden Angaben über die Lautäußerungen von *Phonygamus* eingegangen. Ueber *Phonygamus keraudrenii* berichtet Lesson (1828; *29* p. 637), daß die Ausbildung der langen Trachealschlinge es dem Vogel ermöglicht, den Klang zu modulieren wie in einem Horn; der Vogel sei daher mit außerordentlich musikalischen Lauten ausgestattet, die mit keinen anderen Vogellauten zu verwechseln seien: „Ils sont clairs, distincts et sonores, et passent successivement par presque tous les tons de la gamme; aussi nos marins lui (der betreffenden Art) donnèrent-ils le nom d'oiseau siffleur". (Vgl. auch Salvadori; *47* p. 514). Ueber *Phonygamus gouldi* gibt North (*39* p. 33) an: „The males utter a very loud and deep guttural note, unlike that of any other birds I am acquainted with, and it astonished me, that a comparatively small bird could make so much noise". Bezeichnend ist auch der Name Australian Trumpet-Bird für *Phonygamus gouldi* (nach North).

Hinsichtlich der Schallintensität wirkt sich eine extensive Länge der Trachea theoretisch ungünstig aus, denn infolge der vermehrten Wandreibung tritt eine entsprechende Intensitätsverminderung (Energieverlust) der schwingenden Luftsäule ein. Die hohe Schallintensität der *Phonygamus*-Arten ist darum umso überraschender.

Für *Aramus vociferus* (vgl. p. 509 gibt Maynard (*30* p. 300) an: „The cries uttered by the adult male Limpkins are very loud and sonorous, being greatly amplified by the tracheal knot. It is probable that younger birds give varying cries according to the greater or less degree of development of the vocal organs. The sounds given by the females (denen wie den jungen Männchen die Trachealschlinge fehlt)

may consist of short notes. The entire life history of these interesting birds yet remains to be written, especially the evolution of the trachea of the male in connection with its varying cries".

Wie zahlreiche andere entsprechende Auffassungen im Schrifttum gehen auch die Angaben Maynards lediglich auf Mutmaßungen zurück. Auch wenn die Morphologie des Stimmorgans und der Klangcharakter der betreffenden Art eine bestimmte akustische Auswirkung wahrscheinlich machen, ist doch ein möglichst exakter Nachweis notwendig.

dd) Weite der Trachea.

Die allgemeine Form einer Vogeltrachea ist die einer trichterförmigen Erweiterung zum Larynx hin. Das Ausmaß dieser Querschnittsänderung ist bei den einzelnen Formen verschieden groß. Bei *Buceros bicornis* hat die Trachea kurz oberhalb der Syrinx einen (äußeren) Umfang von 30 mm. Sie erweitert sich unterhalb des Larynx, wo die größte Weite erreicht ist, auf 45 mm. Die Länge des ganzen Trachealrohres macht 255 mm aus. Sie schwankt bei zwanglosem Zusammenlegen oder Strecken zwischen 200 und 300 mm. Andere Beispiele für stark trichterförmig ausgebildete Luftröhren sind *Meleagris*, *Botaurus*, *Ardea*, *Sula*, *Phalacrocorax* (nach Stresemann). Bei *Cacatua galerita* (Lath.) maß ich 15 mm (äußeren) Umfang an der syringealen Trommel und 39 mm unterhalb des Larynx bei einer Länge von nur 94 mm; bei *Lanius excubitor* 9 und 14 mm bei 25 mm Länge. Fast allgemein ist die Trachea der Vögel dorsoventral abgeflacht; die dorsoventrale Weite ist also geringer zu Gunsten der seitlichen. Bei *Lanius excubitor* ist die Abflachung im oberen Trachealabschnitt mit einem Verhältnis von 1 : 2 relativ stark.

Luftröhren ohne diese trichterförmige Erweiterung zum Larynx hin sind durchaus selten. *Phoenicopterus roseus* hat abgesehen von einer geringen Erweiterung im unteren Viertel seiner Trachea eine vom Syringealabschnitt bis zum Larynx gleichbleibende lichte Weite von $6 \times 7{,}5$ mm bei einer Gesamtlänge von 510 mm (= 340 Trachealringe).

Gegenüber cylindrischen Ansatzrohren zeigen konische Rohre in der Verteilung ihrer Schwingungen (Knoten und Bäuche) offenbar keine wesentlichen Unterschiede. Die Tonhöhe bleibt annähernd gleich. In der Physik haben diese Fragen bisher nur in Hinsicht auf einige Musikinstrumente Beachtung gefunden. „Die konischen Rohre verhalten sich bei allen praktisch gebrauchten Blasinstrumenten fast genau wie cylindrische Rohre; sie haben die gleichen Teilschwingungen mit ihren

Knoten und Bäuchen" (Wätzmann, *35* p. 254). „Schwach konische Form ändert die Tonhöhe nur unwesentlich, da sich die Querschnittsvergrößerungen an den Knoten und Bäuchen gegenseitig zum größten Teil aufheben" (Kalähne, *17* p. 262).

Stärker ist die Auswirkung einer konischen Gestalt des Ansatzrohres auf Obertonverhältnisse und Schallintensität der Klänge. „Cylindrische Rohre verstärken durch ihre Resonanz die ungradzahligen Obertöne des Klanges. Die kegelförmigen Röhren dagegen (Oboe, Fagott etc.) verstärken sämtliche harmonischen Obertöne des Klanges bis zu einer gewissen Höhe hinauf. Für Tonwellen nämlich, deren Länge die Weite der Oeffnungen nicht bedeutend übertrifft, geben die Röhren keine Resonanz mehr. Die Klänge bei Zungen mit kegelförmigen Röhren enthalten also auch die gradzahligen Obertöne" (Helmholtz. *25* p. 158). Darin liegt augenscheinlich eine sehr wichtige Bedeutung der konischen Ausbildung auch der Vogeltrachea. Hinzu kommt die Auswirkung auf die Klangstärke. Wir müssen uns darauf beschränken, einen Einfluß in die Art der Megaphonwirkung auch beim Vogel anzunehmen. Wegen der verwickelten Kopplungsverhältnisse, bei denen starke Intensitätsschwankungen auftreten, stößt ein unmittelbarer Nachweis beim Vogel auf Schwierigkeiten. Außerdem ist physikalisch über das Zustandekommen einer Intensitätssteigerung bei konischem Ansatzrohr wenig bekannt. „Eine wirklich befriedigende Theorie der Trichterwirkung liegt noch nicht vor. Auch in experimenteller Beziehung sind noch viele Fragen offen". (Wätzmann 1929; *35* p. 292) (vergl. Cuvier, *11* p. 311.)

ee) Abdeckelung des Trachealrohres durch den Larynx.

Sowohl beim Haushahn (p. 499) wie beim Kranich (p. 502) ergab sich nach Abtrennung des Larynx eine deutlich wahrnehmbare Tonerhöhung; sie betrug im ersten Fall 2,5 q und im zweiten Fall etwa 3,5 q (vgl. Tabellenwerte). Beim Haushahn maß der Kehlspalt bei der Klangerzeugung $3{,}5 \times 10$ mm gegenüber einer oberen Weite der Trachea von 7×11 mm. Hinsichtlich der beobachteten Tonerhöhung von 2,5 ist hier zu erwähnen, daß der Larynx selbst noch einen Abschnitt des trachealen Ansatzrohres darstellt. Der Larynx (und Kehlspalt) liegt nicht rechtwinklig, sondern schräg zur Achse der Luftröhre, so daß die Entfernung zwischen dorsalem Ende des Kehlspalts und der Tracheaschnittfläche (die senkrecht zur Luftröhrenachse geführt wurde), nur 4 mm mißt gegen 12 mm Entfernung an der Ventralseite. Es ist also neben der Auswirkung des Larynx als Abdeckelung des

Trachealrohres auch dieser freilich geringfügige laryngeale Raum bei dem gemessenen Wert der Tonerhöhung anzurechnen. — Für den Kranich waren die Werte für Kehlspalt und oberes Ansatzrohr 4 × 18 und 8 × 15 mm; die Schnittfläche liegt hier unmittelbar unter dem Larynx selbst. Bei einer frischtoten Hausgans waren die entsprechenden Werte 3 × 12 und 11,5 × 15 mm (Trachea s. p. 517). Auch bei Lautgebung des Vogels dürften sich diese Maße kaum wesentlich erhöhen; der veränderliche Wert ist allein der (kleinere) für die Kehlspalt**breite**.

Eine entsprechende Tonhöhenbeeinflussung durch teilweises Verschließen der Endöffnung des Ansatzrohres ist bereits von Cuvier (*II* p. 307 ff.) und von Joh. Müller an seinem Modellversuch an Zungenpfeifen mit membranöser Zunge (p. 480, 487) beobachtet worden. Zum Verständnis dieser Erscheinungen greifen wir auf die Schwingungsvorgänge in den Luftsäulen bei gedeckten Pfeifen (Schwingungsknoten am geschlossenen Ende) und ungedeckten Pfeifen (Schwingungsbauch am offenen Ende) zurück. Bei teilweiser Abdeckelung der Oeffnung einer ungedeckten Pfeife verschiebt sich der der Oeffnung nächstliegende Schwingungsknoten zum Ende hin. Eine gedeckte Pfeife gibt aber die tiefere Oktave einer offenen von gleicher Länge. Bei allmählicher Reduzierung der Ansatzrohröffnung sinkt infolgedessen der Ton. Nach Auerbach (1909; *I*) geht diese Tonvertiefung jedoch in der Weise vor sich, daß ein geringer Verschluß der Oeffnung so gut wie gar keinen Einfluß ausübt, sondern erst ein größerer einen Einfluß erkennen läßt und daß „schließlich bei dem Uebergang von starker, aber unvollkommener zu vollständiger Abdeckelung der Ton sich immer noch fast plötzlich auf die Oktave vertieft. So lange die Luft noch die Möglichkeit der Kommunikation hat, überwiegt das Gesetz der offenen Pfeife; jedoch scheinen exakte Versuche über die Beziehungen zwischen der Oeffnungsgröße und der Tonhöhe nicht vorzuliegen (Auerbach; p. 425). Abgesehen von dem Schwingungsvorgang bei völlig geschlossenem Rohrende lassen sich diese Schwingungsverhältnisse der Luftsäule bei Lippenpfeifen auch auf die bei Zungenpfeifen und auf die **Vogeltrachea** selbst übertragen. Nach Abtrennung des Larynx war sowohl beim Haushahn als auch bei einem gelegentlich untersuchten Fischreiher (bei dem mir die Möglichkeit zu einer phonographischen Aufnahme freilich fehlte) eine Veränderung der Klangfarbe wahrzunehmen. Es waren „offenere“ (auch lautere?) Klänge. Als Beleg wäre von dem betr. (auf Schallplatte fixierten) Hahnenklang ein Oszillogramm (Oberton- und amplitudengetreu; vgl. Kapitel F) anzufertigen und klanganalytisch auszuwerten.

ff) Anomale Querschnittsänderungen der Trachea.

Abgesehen von der besprochenen allgemeinen trichterförmigen Erweiterung des Ansatzrohres beim Vogel finden sich bei sehr zahlreichen Vogelformen mehr oder weniger auffällige Ausweitungen der Trachea, denen in allen Fällen eine akustische Auswirkung auf die Lautklänge der Vögel beizumessen ist. Diese Auswirkung mag in manchen Fällen sekundäre Bedeutung haben; in anderen ist sie jedoch offensichtlich auf eine akustisch bedingte Entwicklungstendenz zurückzuführen.

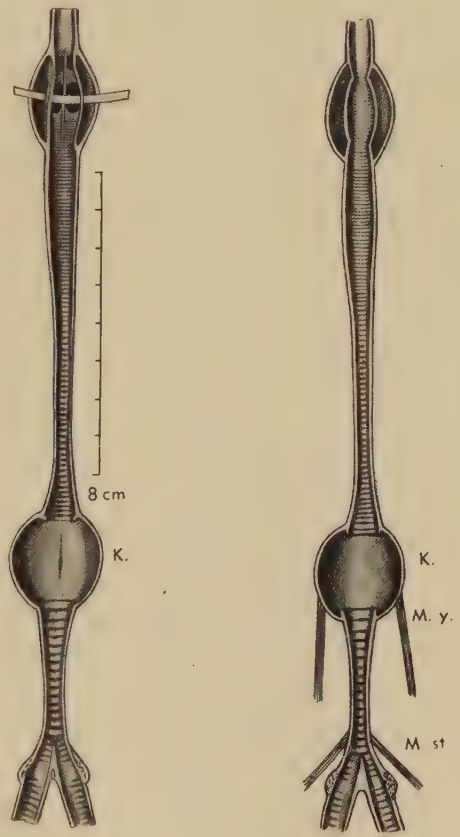

Abb. 34.
Oidemia fusca; Frontalschnitt durch Trachea und Brochien. (a = ventrale, b = dorsale Hälfte); K. = Knochenblase; M. y. = Musculus ypsilotrachealis; M. st. = Musculus sternotrachealis.
(Nach Yarrell 1833; *73* T. 21.)

Am bekanntesten sind die Tracheaerweiterungen bei vielen Männchen der Entenvögel. Die Trachea kann sich plötzlich erweitern wie bei *Oidemia fusca* (Abb. 34) und *Metopiana peposaca* (Abb. s. Stresemann;

p. 619). Die im Bereich dieser Ausweitungen liegenden Trachealringe sind miteinander zu einer festen Knochenblase verwachsen. Bei *Oidemia* ist außerdem auch der obere Trachealabschnitt unmittelbar unter dem Larynx zu einer sehr eigentümlichen Kammer umgebildet, die mit zwei Oeffnungen (durch die in Abb. 34a ein Papierstreif gelegt ist) in der ventralen Luftröhrenwand mit der trachealen Luftsäule in Verbindung steht.

Weit häufiger sind Luftröhren mit weniger unmittelbarer Aufweitung. So bei den Sägern (*Mergus serrator*, Abb. s. *24* und *52*, *Mergus merganser*, Abb. s. *57*, *24*, *52* und *72*) als besonders auffällige Formen, ferner bei *Netta rufina* (Abb. s. *24* und *72*), *Histrionicus* (Abb. s. *52*) und *Querquedula versicolor* (nach Phillips; *42*). Die Trachea des Moorerpels (*Nyroca nyroca*), Abb. s. *24*, und die des Zwergsägers (*Mergus albellus*, Abb. s. *24* und *52*, ist bis auf engere laryngeale und syringeale Abschnitte in ganzer Länge erweitert. Durch ihren asymmetrischen Bau fällt die starke Erweiterung bei *Bucephala clangula* auf (Abb. s. *24* und *52*). Wie bei den vorhergehenden Formen ist auch hier die Aufweitung (wie die Trachea selbst) verkürzbar und verlängerbar im Gegensatz zu der starren Ausbildung bei *Oidemia* und *Metopiana*.

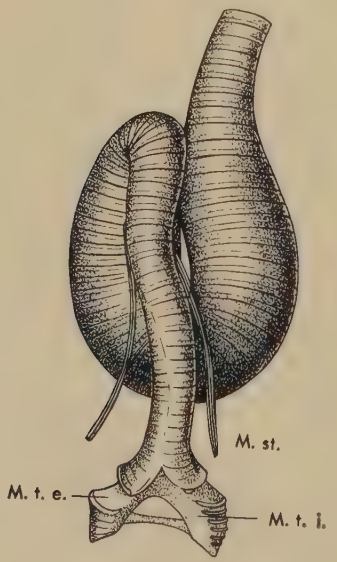

Abb. 35. *Crax alector*. Tracheale Schlinge und Aufweitung. M. st. = Musculus sternotrachealis; M. t. e. und M. t. i. = Membrana tympaniformis externa und interna. (Nach Yarrell 1833, *73* T. 20.)

Die trachealen Erweiterungen der Anatidenerpel sind von umso größerem Interesse, als die betr. Arten nur über einen sehr geringen Lautschatz verfügen. Vielfach stellen die Lautklänge nur Geräuschbildungen dar, die allein aus nächster Nähe zu hören sind; im Zusammenhang mit der Ausbildung der syringealen Labyrinthe verdienen diese Aufweitungen eine besondere Berarbeitung (vergl. p. 476 ff).

Bei dem Hokkohuhn (*Crax alector*) liegt die sehr auffällige Aufweitung im Bereich einer Luftröhrenschlinge. (Abb. 35). Auch für den Cotingiden *Gymnocephalus* ist eine Tracheaerweiterung nachgewiesen worden (nach Stresemann; *57*); ebenso für den der gleichen Singvogel-

familie angehörenden *Cephalopterus ornatus*, dessen Stimmorgan von v. Tschudi (1843; *64*) genauer nach Längen und Weiten beschrieben ist; es ist je eine Aufweitung im unteren und oberen Trachealabschnitt ausgebildet; eine Abbildung fehlt bisher. „Alle Reisenden, welche diesen Vogel zu beobachten Gelegenheit hatten, erzählen von einer unheimlich weittönenden brüllenden Stimme, die er hören läßt; die so eigentümliche Luftröhrenbildung wird wahrscheinlich dieselbe bedingen (*64* p. 473).

Schwach ausgebildete Erweiterungen kommen zahlreich vor. So findet sich eine leichte Ausweitung im unteren Viertel der Trachea von *Phoenicopterus*, auf die bereits in anderem Zusammenhang hingewiesen war (p. 473). Auch bei *Psophia viridis* liegt eine ähnliche Aufweitung im Bereich des Gabelbeins. Die (knöcherne) Trachea mißt in normaler Lage 17,5 cm (155 Ringe), 20,5 cm in gestrecktem Zustande und 12 cm in maximaler Verkürzung. Die lichte Weite des Trachealrohres beträgt 3×3 mm oberhalb der Syrinx (8. Trachealring), $5{,}5 \times 5$ mm am 32. Ring; diese Aufweitung reicht etwa vom 16. bis 66. Ring. Weiter oberhalb sind die Maße etwa 5×3 mm. Der laryngeale Abschnitt erweitert sich sodann leicht trichterförmig auf 6×4 mm (148. Ring). Sehr viel auffälliger ist eine im gleichen Luftröhrenabschnitt liegende Ausweitung bei *Anser anser*. Die Gesamtlänge der Trachea beträgt 408 mm (203 Trachealringe). In Höhe des 8. bis 10. festverwachsenen unteren Trachealringes („syringeale Trommel“) beträgt die innere Weite $7 \times 7{,}5$ mm, weitere 72 mm oberhalb (38. Ring) dagegen schon 15×16 mm. Sodann verengt sich das Tracheallumen bis etwa zum 72. Ring (weitere 86 mm) auf 11×12 mm; diese Weite ist beibehalten bis zum 150. Ring (weitere 140 mm). Zum Larynx hin (102 mm) erweitert sich die Luftröhre sodann leicht trichterförmig auf $11{,}5 \times 15$ mm. Aehnliche Querschnittsdifferenzen zeigen auch die Luftröhren vieler Schwäne; beim Singschwan (*Cygnus cygnus*) beträgt die größte Weite der Trachea etwa 22 mm (im Bereich der Sternalschlinge) gegen 13 mm im Halsbereich. Leichte tracheale Aufweitungen haben auch der Höckerschwan, *Cygnus olor* (in ganzer Länge des unteren Drittels der Trachea) und der ebenfalls stimmlich recht unbegabte Schwarzhalsschwan, *Cygnus melanocoryphus*; bei dieser Art liegt eine Ausweitung im oberen Viertel der Trachea, zwei weitere im unteren Viertel. Die der Syrinx nächstliegende Erweiterung ist am stärksten ausgebildet und mißt 12×13 mm gegen $7{,}6 \times 5$ mm kurz oberhalb der Syrinx (Längendifferenzen 3,5 cm bezw. 15 Trachealringe).

Wechselndes Tracheallumen zeigen auch kleinere Formen, so die Steißfußarten (vgl. *Podiceps griseigena* und *P. cristatus* p. 472 ff). Die

Trachea von *Podiceps nigricollis* zeigt im unteren Abschnitt (etwa 11. bis 40. Trachealring) kurz oberhalb der Insertion des Musculus sternotrachealis eine Aufweitung von 24 mm Länge und 5 mm Breite (gegenüber 3 mm ober- und unterhalb des erweiterten Abschnittes). Offenbar infolge der rechtsseitigen Lage der Trachea am Hals ist die Aufweitung

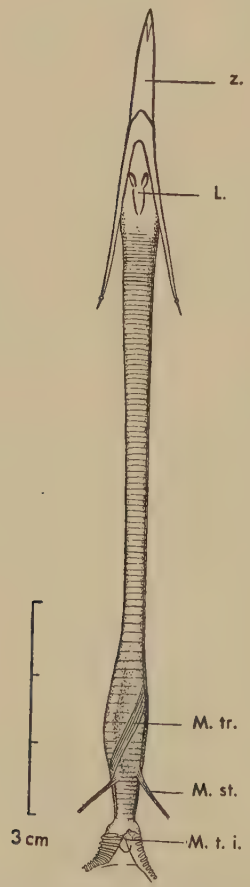

Abb. 36. *Podiceps ruficollis* ♂.
Ventralansicht der Trachea.
Z. = Zunge; L. = Ventralseite des Larynx; M. tr. und M. st. = Musculus tracheolateralis und sternotrachealis; M. t. i. = Membrana tympaniformis interna (feinhäutig).

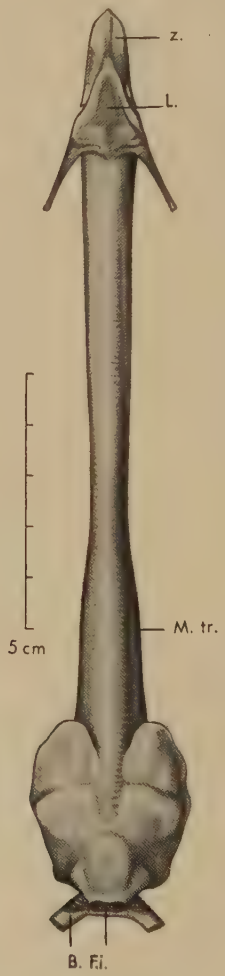

Abb. 37. *Lyrurus tetrix* ♂.
Ventralansicht der Trachea.
Z. = Zunge; L. = Rückseite des Larynx; M. tr. = Musculus tracheolateralis; B. = Bronchus; F. i. = Foramen interbronchiale.

leicht asymmetrisch ausgebildet, indem sie links überwiegt; zum Larynx hin erweitert sich die craniale Hälfte der Trachea allmählich auf 4 mm. Die Trachea ist verknöchert und stark dorsoventral abgeflacht; ihre Länge beträgt 110 mm. Das untersuchte Exemplar war ein altes Weibchen.

Eine gleichfalls asymmetrisch gestaltete Aufweitung im unteren Trachealabschnitt zeigt auch der Zwergtaucher (*Podiceps ruficollis* (Abb. 36)); sie unterscheidet sich jedoch von der der vorigen Art dadurch, daß sie weichwandig ist, indem in ihrem Bereich die (noch geschlossen ausgebildeten) Trachealringe stark reduziert sind, am stärksten median dorsal und ventral. Die Aufweitung ist in beiden Geschlechtern ausgebildet; bei einem Männchen umfaßte sie jedoch 21 Trachealringe gegenüber nur 14 bei einem Weibchen. Trachealänge: 82 mm (etwa 125 Ringe); die Aufweitung beginnt 10 mm (13 Ringe) oberhalb der Syrinx: Breite 4,5 gegenüber 2,7 unterhalb und 3 mm oberhalb; Tracheaweite am Larynx: 4 mm.

Eine in mehrfacher Hinsicht auffällige und von allen vorhergehenden Formen stark abweichende Tracheaaufweitung zeigt das Stimmorgan des Birkhahns (*Lyrurus tetrix* ♂). Die Trachea liegt links am Halse, der Oesophagus rechts. Sie ist leicht dorsoventral abgeplattet und in allen Teilen (einschließlich aller syringealen Elemente) unverknöchert und weichknorpelig. Länge: 142 mm zwischen Bronchien und Larynx; etwa 130 Trachealringe. Die tracheale Aufweitung (Abb. 37) erstreckt sich auf die unteren 52 Ringe und zerfällt in zwei besondere Abschnitte. Der syringeale Abschnitt umfaßt die unteren 24 Trachealringe; er ist der weiteste und ist durch ein gallertartiges Gewebspolster gekennzeichnet, das ihn festanliegend umkleidet. Nach Auffassung Pycrafts (*45* p. 409), die in neuerer Zeit auch von Teresa (1930; *60*) übernommen ist, besteht dieses Polster aus einem Gewebe von schleimigem Charakter (das nach Teresa auch Fett enthält), so wie man es sonst nur in der Nabelschnur der Säuger findet. „So far the purpose of these bodies is quite unknown" (Pycraft). Die einem frischtoten Birkhahn entnommene Trachea bewahrte ich wie meine übrigen Vogelluftröhren in Glyzerinalkohol auf; die eigenartigen Gewebspolster behielten jedoch ihre äußere Form und ihre Elastizität bei; meine Annahme, daß es sich vorwiegend um Fettgewebe handele, war demnach hinfällig. Eine daraufhin dankenswerterweise von Herrn Studiendirektor Schneider, Oranienburg, vorgenommene spezielle histologische Untersuchung läßt bis heute folgende Aussage zu: „Das Gewebe besteht aus einem feinmaschigen Reticulum, dessen Begrenzung außer von kollagenen von einer überraschend großen Zahl elastischer Fasern gebildet wird. Hin und wieder finden sich Fettzellen,

aber stets vereinzelt, so daß man nicht von Fettgewebe sprechen kann. Die Zahl der Blutgefäße ist außerordentlich gering. Es ist anzunehmen, daß die Maschen des Reticulums in frischem Zustand mit einer serumähnlichen Flüssigkeit, nicht mit einer gallertigen ausgefüllt sind. Die wenigen vorhandenen Lymphocyten und die im übrigen völlige Leere der Maschen scheinen hierfür zu sprechen Es ist ausgeschlossen, daß es sich um Gallertgewebe handeln könnte, auch nicht in der Form, wie es in der Nabelschnur vorliegt. Die dahingehenden Angaben (Pycraft 1910 und Teresa 1930) sind ganz zweifellos irrtümlich. Daher ist auch die Folgerung Teresas (*60* p. 14), es handele sich um ein noch unentwickeltes Gebilde, abzulehnen. Das Gewebe macht im Gegenteil den Eindruck, als ob es sich um ein für neue Zwecke metamorphosiertes Organ handelt. Irgendwelche Drüsenfunktionen hat es bestimmt nicht. An einigen Stellen vorhandene Anhäufung mehrerer Zellen, deren Bedeutung nicht erkennbar ist, machen den Eindruck, als könne es sich um zugrundegehende Hassalsche Körperchen handeln, und dann käme man zu dem Schluß, daß das Gewebe von der Thymus abstammt; doch ist der Erhaltungszustand des nur für makroskopische Zwecke fixierten Materials nicht so, daß hier Sicherheit zu gewinnen wäre. Dies ist an frischem Material nachzuprüfen. Die Elastizität des Reticulums ist der Grund, daß die äußere Form des Polsters erhalten bleibt, auch wenn der Inhalt der Maschen durch die Präparation entfernt worden ist" (Schneider).

Die beiden cranialen Zipfel des Polsters sind besonders verdickte Gewebslagen; dem gegenüber entsprechen den beiden lateralen Ausbeulungen gewisse nischenförmige Ausweitungen der inneren Tracheawand. Das gallertartige Gewebe setzt sich auch noch in einer dünnen Schicht beiderseits dorsolateral am anschließenden zweiten Abschnitt der Aufweitung (25. bis 52. Trachealring) fort; es liegt dort zwischen Luftröhrenwand und dem in diesem Abschnitt stark verbreiterten Musculus tracheolateralis. Als Ganzes stellt sich diese weichmassige Trachealhülle im Zusammenhang mit dem ohnehin sehr weichwandigen unteren Trachealabschnitt als eine besonders weit entwickelte Dämpfungsvorrichtung dar.

Die Dorsalwand der Luftröhre, die dem Hals fest anliegt, ist im Bereich der oberen Aufweitung nicht verkürzbar, im Gegensatz zur offenliegenden ventralen, deren Ringe wie die der cranialen Hälfte der Luftröhre leicht gegeneinander beweglich sind. Die Musculi sternotracheales treten offenbar in ihrer Funktion bei der Lautgebung gegenüber den stark entwickelten Musculi tracheolaterales sehr zurück; sie

sind auffallend schwach ausgebildet und inserieren seitlich dorsal in Höhe des 17. Trachealringes; in der Abbildung sind sie darum nicht sichtbar.

Gewisse Anklänge an die besondere Ausbildung des unteren Trachealabschnitts beim Birkhahn zeigen sich auch bei der Birkhenne (Abb. 38), ohne daß ihnen eine funktionelle Bedeutung beizumessen ist. Die Trachea ist auch hier im Bereich des 25. bis 52. Trachealrings (leicht) erweitert, und der syringeale Abschnitt zeigt im Bereich des 7. bis 12. Trachealrings auf der Ventralseite eine leichte Eindellung, die von zapfenförmigen Fortsätzen der Trachealringe eingerahmt ist. Die unteren drei Trachealringe sind ventral zu einer Knorpelplatte verwachsen, ebenso auf der Rückseite die (mindestens 33) unteren Trachealringe zu einer Knorpelleiste, die reichlich die halbe Luftröhrenbreite einnimmt; in ihr sind die einzelnen Ringabschnitte nicht mehr erkennbar. Auch weiter oberhalb ist die Trachea nur wenig ineinander beweglich; wie auch beim Hahn liegen hier im Gegensatz zu den normalen Trachealring-Ausbildungen beim Vogel die einzelnen Knorpelringe nur aneinandergereiht, ohne sich gegenseitig zu überdecken.

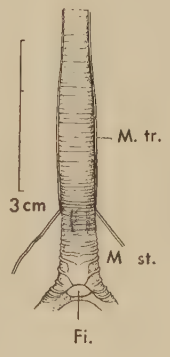

Abb. 38.
Lyrurus tetrix ♀
Ventralansicht der Trachea.

Als primär schwingende Membranen dienen die Membranae tympaniformes internae, die in beiden Geschlechtern annähernd gleich ausgebildet sind; sie liegen beiderseits seitlich im Foramen interbronchiale. — Die Musculi sternotracheales sind auch bei der Henne nur schwach ausgebildet, während die Musculi tracheobronchiales hier gleichfalls im unteren Trachealabschnitt sehr verstärkt sind.

So mannigfaltige Ausbildungen trachealer Aufweitungen vorliegen, so zahlreich sind auch die Deutungsversuche über deren akustische Auswirkung; sie entbehren jedoch ohne Ausnahme einer sicheren physikalischen Grundlage und kommen über hypothetische Angaben kaum hinaus. Die äußerst verwickelten Schwingungsverhältnisse lassen zunächst auch keine allgemeingültigen Schlüsse über den akustischen Wert jener Spezialbildungen der Trachea zu. Hier können nur eingehende Einzeluntersuchungen sichere Unterlagen schaffen; ich vermeide hier auch auf die Lautäußerungen der einzelnen Formen einzugehen. Es sei hier lediglich zu den geschilderten Dämpfungsbedingungen im syringealen Abschnitt der Birkhahntrachea gesagt, daß die Auswirkung

jener Vorrichtungen sich sehr deutlich im Lautklang des Birkhahns ausprägt: ausschließlich dumpf empfundene, „u"-ähnliche Laute (nach Dr. Heinroth in litt.), also eine Hervorhebung der tieferen Partialtöne in allen Lautäußerungen, wenn wir von den beschriebenen Geräuschbildungen laryngealen Ursprungs (p. 478) absehen. Auf die besonderen Balzlaute ist an anderer Stelle noch einzugehen (p. 528). Die Lautklänge der Henne sind „heller"; es treten „ü"-ähnliche Laute auf. (Hinsichtlich der Obertonverteilung der hier vergleichsweise angeführten Vokale der menschlichen Sprache sei auf die zahlreiche einschlägige Literatur verwiesen; s. auch *56* und *62*).

Modellversuche, die ich nach dem Vorbild der Tracheaerweiterung von *Mergus serrator* anstellte, indem ich ein ähnlich geformtes aufgeweitetes Glasrohr an verschiedenen Stellen des Ansatzrohres der bereits mehrfach erwähnten Membranpfeife (p. 481) einschaltete, führten zu keinem schlüssigen Ergebnis. Die Physik gibt uns bis heute nur allgemeinere Hinweise für unsere Fragen.

Bei zylindrischen Pfeifen und auch noch bei solchen mit schwach verändertem Querschnitt bewirkt eine Erweiterung des Rohres am Orte eines Knotens der Verschiebung und Geschwindigkeit (Bauch der Verdichtung und Druckänderung) eine Tonvertiefung; am Orte eines Bauches der Verschiebung und Geschwindigkeit (Knoten der Verdichtung und Druckänderung) erfolgt dagegen bei Erweiterung eine Vergrößerung der Frequenz (nach Kaláhne; *17*); das gilt für beiderseits offene Pfeifen sowohl wie für einerseits verschlossene. Eine Querschnittsänderung hat offenbar die größte Wirkung, wenn sie am Ort eines Knotens oder Bauches liegt. Unter diesem Gesichtspunkt dürfte auch das zunächst unmotiviert erscheinende bestimmte Lageverhältnis der trachealen Erweiterungen vor allem der genannten Entenvögel zu betrachten sein.

Bei einem beiderseits offenen Rohr von gleichbleibender Gesamtlänge, das aus zwei verschieden weiten Stücken Le und Lw zusammengesetzt ist, ergibt bei Verlängerung des Abschnittes Le und entsprechender Verkürzung des Abschnittes Lw folgende Tonhöhenbewegung: mit wachsendem Le zunehmende Tonvertiefung bis Le = L/4; sodann wieder Abnahme der Vertiefung bis zum Ausgangston der Pfeife mit konstantem Querschnitt bei Le = L/2; darauf eine entsprechende Tonerhöhung bis zu Le = 3 L/4 und wieder Abnahme bis zum Ausgangston, wenn die ganze Pfeife den Querschnitt von Le hat (Le = L). Bei einer einerseits geschlossenen Pfeife erfolgt zunehmende Tonvertiefung bis Le = L/2 (darauf Abnahme), wenn das offene Rohrende das engere ist; im

anderen Fall erfolgt Tonerhöhung, ebenfalls bis L2 = L/2, sodann wieder Abnahme bis zum Ausgangston (Kalähne 1927; 17; nach Ermak 1917; 7). Tracheaausbildungen wie die von *Lyrurus* (Abb. 37), *Mergus albellus* (s. p. 516) u. a. verdienen im Zusammenhang mit diesen Befunden eine besondere Beachtung.

Bei den Tracheaformen mit nur schwach ausgebildeten Ausweitungen (*Phoenicopterus* u. a.; vgl. p. 517) mag eine für den Lautklang des Vogels wesentliche akustische Auswirkung zweifelhaft sein. Wenn man schon nach einer funktionellen Bedeutung derartig leichter Querschnittsänderungen suchen will, braucht diese nicht akustisch bedingt zu sein.

gg) Die Bronchien.

Die Darlegungen über den akustischen Wert der verschiedenen Tracheaausbildungen (Wandbeschaffenheit, extensive Längen und Weiten) gelten, soweit uns überhaupt anwendbare Aussagen darüber möglich sind, auch für die verschiedene Gestaltung und strukturelle Beschaffenheit der Bronchien. Wir beschränken uns auf einen Ueberblick über die wichtigsten Erscheinungsformen.

Länge der Bronchien: sie steht bei den einzelnen Syrinxtypen in einem bestimmten Verhältnis zur Länge der Trachea. Relativ lange Bronchien haben die *Accipitres* (Verhältnis von Bronchienlänge zu Trachealänge wie 1 : 4 bei *Accipiter gentilis*, 1 : 5 bei *Haliaetus albicilla*), ferner auch viele *Anseres* und Möwen (*Laridae*). Auch beim Kaptölpel (*Sula capensis*) war das Verhältnis 1 : 5. Die relativ längsten Bronchien fand ich bei Kolibris (Gattung *Agyrtria*) mit einem Längenverhältnis zur Trachea von 2 : 3.

Auch die Weite des zur Syrinx hinführenden Bronchialrohres kann extensive Maße annehmen. So sind bei einigen Schwänen (*Cygnus*) die unteren Bronchialhälften mehr oder weniger stark aufgetrieben (Abb. 39, *Cygnus cygnus*); die oberen engeren legen sich fest aneinander und führen so zum gemeinsamen Stimmspalt (vgl. p. 466). Bei einem anderen Syrinxpräparat als dem hier abgebildeten waren die „Bronchialkörbe" noch stärker entwickelt (Bronchienlänge 90 mm, Breite der Ausbeutelung 20 mm gegen 12 mm der oberen Bronchialhälfte.) Die Bronchien sind starr, indem die Bronchialringe zu einem festverknöcherten gitterartigen Stützskelett verwachsen, das mit Membrananteilen durchsetzt ist.

Nur leichte Ausweitungen hat der Zwergschwan *Cygnus bewicki*; ein erstaunliches Maß erreichen sie beim Trompeterschwan *Cygnus buccinator* (Weite 18 × 26 mm bei einem Präparat der Sammlung Heinroth,

s. Abb. 40); etwa zwischen beiden Arten steht der Singschwan *Cygnus cygnus*. Der aufsteigenden Linie *C. bewicki* — *C. cygnus* — *C. buccinator* entspricht nach Heinroth (in litt.) auch eine sehr ausgesprochene Zunahme der Stimmleistung, insbesondere der Lautstärke. „Bei der Singschwangruppe wird durch die Verlängerung der Luftröhre und die Ausbeutlung der Bronchien eine erhebliche Tonverstärkung erzeugt"

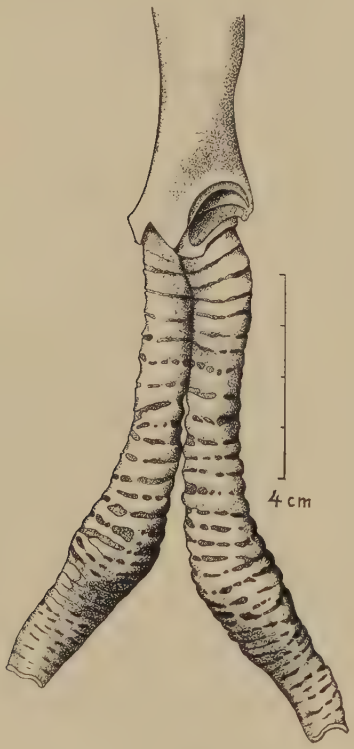

Abb. 39.
Cygnus cygnus. Knöcherne und ausgeweitete Bronchien.

Abb. 40.
Cygnus buccinator. Stützskelett des knöchernen Bronchialkorbes. Seitlich links (mediane Wand des Bronchus) die Verwachsungszone der dorsalen und ventralen Enden der einzelnen Ringelemente. (Vergrößerung um $^1/_3$).

(Heinroth; *24*). Bei einer Gegenüberstellung des morphologischen Befundes und der Stimmleistung der Vögel erscheint diese Angabe berechtigt; der physikalische Nachweis fehlt jedoch zunächst noch.

Stark ausgeweitete Bronchien sind auch bei der Trauerente *Oidemia nigra* bekannt geworden (Abb. s. Stresemann, *57* p. 325); der Umfang der Bronchien ist erheblich weiter als der der Trachea selbst. Von augenscheinlich akustischer Bedeutung sind auch die Erweiterungen

(Ausbeutlungen) der Bronchien bei *Anser*, insbesondere im männlichen Geschlecht. Bei einem acht Monate alten Ganter (*Anser anser domesticus* ♂) lagen folgende Maßverhältnisse für die Bronchien vor: Länge rechts etwa 29, links 27 mm; beiderseits etwa 23 nachgiebige knorpelige Bronchialhalbringe, die mit ihren freien Enden auf der Medianseite der Bronchien aneinanderstoßen. Die innere Weite der Bronchien beträgt an ihrem Austritt aus der Lunge 5×6 mm, am 9. Bronchialring 12×12 mm, und am Stimmspalt 1,6×13 mm (vgl. Abb. 10).

Ueberraschend weit ausgebildete Bronchien besitzt auch *Pelecanus rufescens* (nach Beddard; 2); bei *Pelecanus onocrotalus* und *P. crispus* ist die Aufweitung nur schwach entwickelt.

c) Der Rachenmundraum als Resonator.

In der Abänderung der Tonhöhe der syringealen Klänge durch die Trachea liegt eine sehr wesentliche Kennzeichnung des Stimmorgans der Vögel gegenüber dem menschlichen Stimmorgan; darin gleichen die akustischen Erscheinungen beim Vogel denen der musikalischen Zungeninstrumente. „Während bei den Holzblasinstrumenten die Länge des Ansatzrohres die Tonhöhe bestimmt und die in ihm sich bildenden stehenden Tonschwingungen ihre Perioden der Zunge aufdrängen, ist eine solche Beeinflussung beim menschlichen Stimmorgan mit Sicherheit auszuschließen. Namentlich hat dieses nach Helmholtz zu nachgiebige Wände, als daß in ihm Luftschwingungen zustandekommen könnten, stark genug, um den Stimmlippen eine Schwingungsperiode aufzuzwingen, die nicht mit der von ihrer eigenen Elastizität bedingten übereinstimmt“ (Gieswein 1911; 18). Aehnlich äußert sich Nagel (37).

Umso wesentlicher ist der Einfluß der Mundhöhle auf Intensität und vor allem Klangfarbe der menschlichen Stimme. Auch beim Vogel kann sich der Rachenmundraum in dieser Weise auswirken: hinsichtlich der Schallintensität in einer Verstärkung des Klanges bei weit geöffnetem Schnabel (Trichterwirkung, vgl. p. 513) sowie hinsichtlich der Klangfarbe in einer Veränderung der Obertonverhältnisse. Wie beim Menschen stellt auch der Rachenmundraum des Vogels einen mehr oder weniger gedämpften Resonator dar mit entsprechend weitem Eigentonbereich (Resonanzbreite). Bei einem Fischreiher (*Ardea cinerea*), dessen Stimmorgan ich anblies (Abdominalluftsack), ergab sich bei abwechselndem Schließen und weitem Oeffnen des Schnabels (unter gleichbleibendem Anblasedruck) ein ähnlicher Gehörseindruck wie unter entsprechenden Verhältnissen beim Menschen: die Tonhöhe blieb die gleiche, aber das gegenseitige Verhältnis der Obertöne verschob sich

ähnlich wie bei der Vokalbildung die Formanten, die für die einzelnen Vokale typischen Obertonbereiche; diese sind abhängig von der jeweiligen Raumform der Mundhöhle. Je nach Weite und Verschluß hat auch der Rachenmundraum des Vogels jeweils einen bestimmten Eigentonbereich; die diesen Eigenschwingungen naheliegenden Obertöne werden durch Resonanz verstärkt, so daß in unserem Fall bei fast geschlossenem Schnabel ein dumpfer (entfernt „u"-ähnlicher) Klangcharakter auftrat gegenüber „offeneren" Klängen bei geöffnetem Schnabel. Beim Reiher werden diese Erscheinungen durch die außerordentliche Größe des Rachenraums begünstigt.

Es ist wahrscheinlich, wenn auch im einzelnen schwer nachweisbar, daß diese Resonanzvorgänge im Rachenmundraum auch in der Ausbildung der Klangfarbe der verschiedenen Vogellaute als Teilfaktor mitwirken.

Die Artikulierung der Laute, also das Zustandekommen bestimmter akzentuierter Klanggebilde, ist jedoch durch den Rachenmundraum unbeeinflußt und ganz auf die Vorgänge in der Syrinx beschränkt; also im Gegensatz zum menschlichen Stimmorgan, in dem die Artikulierung der Sprache, insbesondere die Konsonantenbildung, im Mundraum stattfindet. Den Nachweis, daß beispielsweise die Krählaute des Haushahns in ihrer bestimmten klanglichen Zusammensetzung und Artikulierung allein in der Syrinx zustandekommen, hat Myers (*36* p. 195) erbracht, wenn man nicht schon die Verbindungsergebnisse Du Verneys (1686) und Girardis (1784) als Beweise gelten lassen will: Du Verney zeigte in einer Sitzung der Pariser Akademie an einem lebenden Haushahn, daß die Stimme sich nicht im oberen Kehlkopf (Larynx) bildet, sondern in der Syrinx, „au bas de la traché artère vers la bifucation" (*14* p. 4). Girardi gibt an: „Wir haben viele Male bei einigen Vögeln, die noch lebten, den oberen Teil der Luftröhre ungefähr zwei Finger unter dem Kehlkopf durchschnitten und haben von diesen Vögeln fast dieselben Stimmen erhalten, als wenn ihnen die Luftröhre nicht durchschnitten wäre (*19* p. 737).

Myers betont ausdrücklich, daß bereits zwei Stunden nach der Operation (Durchschneidung der Trachea etwa in deren halben Länge; der syringeale Abschnitt mündet am Halse frei nach außen) „this same cock was eating and crowing as nothing had happened". Bei ähnlichen eigenen Versuchen, die ich mit freundlicher Unterstützung der Herren Prof. M. H. Fischer und Dr. E. Zwirner (Berlin-Buch) anstellte und die darauf hinzielten, nach Ausschaltung allein des Larynx dessen akustischen Einfluß (vgl. p. 513) am Krählaut selbst zu untersuchen,

tat mir der betreffende Hahn nicht den Gefallen, hernach noch zu krähen; die Beeinträchtigung durch die Operation (unmittelbar unterhalb des Larynx) war offenbar größer als nach dem relativ harmlosen operativen Eingriff Myers', der die frei am Halse liegende Trachea durchschnitt.

Eine besondere Beachtung verdienen die Stimmverhältnisse der Papageien (*Psittaci*), die von Denker (*12*) eingehend bearbeitet sind. Ueber die Rachen- und Mundhöhle sagt Denker, daß sie im Vergleich zu der von *Corvus* auffallende Unterschiede erkennen läßt. „Diese Räume sind beim Papagei kürzer und höher, beim Raben dagegen mehr langgestreckt und niedrig gestaltet. Die Entfernungen von der hinteren Rachenwand zum Zungengrund und vom Dach der Mundhöhle zur oberen Fläche der Zunge sind bei den Papageien wesentlich größer als beim Raben; und gleichfalls ist der Raum, der den Unterschnabel von der unteren Zungenfläche trennt, bei den Papageien wesentlich höher als beim letzteren, bei dem er spaltförmig erscheint. Man kann sich vorstellen, daß diese günstigen Wölbungsverhältnisse am Rachen- und Mundhöhlendach sowie die durch den vorhandenen größeren Raum bedingte bessere Bewegungsmöglichkeit der Zunge bei dem Papagei Faktoren darstellen, die, weil sie den beim Menschen vorhandenen Gestaltsverhältnissen der Mund- und Rachenhöhle ähnlich sind, von Einfluß sein müssen auf die Erzeugung von Lauten, die der menschlichen Sprache gleichen" (Denker). Auch das beim Menschen für die Sprachbildung wichtigste Organ, die Zunge, ist beim Papagei wesentlich voluminöser als die des Raben; ebenso ist die Zungenmuskulatur kräftiger entwickelt.

Es ist die Annahme, daß die hohe Differenzierung der Lautklänge der Papageien bezw. deren oft weit entwickeltes Sprachnachahmungsvermögen durch die besondere Ausbildung der Mund- und Rachenhöhle mindestens unterstützt wird, wohl nicht von der Hand zu weisen. Die Annahme Denkers, daß die (hochspezialisierte) Syrinx der Papageien (p. 468) selbst nicht „der Sitz der Sprechfähigkeit" (Denker) sei, geht offenbar zu weit. (Vgl. Lautnachahmung bei *Passeres*, p. 460.) Eine an einem Papageien vorzunehmende Tracheotomie dürfte (unter Anwendung phonographischer Arbeitsmethoden) zu aufschlußreichen Ergebnissen über diese Frage führen.

Die Resonanzerscheinungen im Rachenmundraum unterscheiden sich von den Schwingungsbeziehungen zwischen Trachea und Syrinx dadurch, daß hier infolge der relativ hohen Dämpfung keine (Rück-) kopplung auftritt, wie zwischen Trachea und Syrinx. Dementsprechend

beschränkt sich die akustische Wirkung auf Abänderung der Klangfarbe und Schallstärke und läßt die Frequenz des Grundtones unberührt. Im Klangbild des resonierenden Klanges treten (nach Trendelenburg; 62) keinerlei Frequenzen auf, die nicht ursprünglich im Klang der Schallquelle, in unserem Fall im Klang des syringealen Systems und der mit ihm gekoppelten Teilsysteme — die dem Mundrachenraum gegenüber als akustische Einheit anzusehen sind — enthalten sind. Der Resonanzraum wählt lediglich die seinem Klangspektrum entsprechenden Teiltöne aus und läßt die übrigen mehr oder weniger verschwinden. Nach Helmholtz (25) liegt der Eigenschwingungsbereich des Resonanzraumes in seiner Frequenz umso tiefer, je größer der Raum ist und je kleiner seine Oeffnung ist. — Diese Tatsachen haben weitere Bedeutung auch in Hinsicht auf die akustische Wirkungweise besonderer Resonanzräume des Vogelkörpers.

d) Besondere Resonanzräume.

Die Verlegung des klangerzeugenden Apparates in den Körper selbst muß beim Vogel besondere Resonanzerscheinungen auslösen, umsomehr, als die Einlagerung des Luftsacksystems in Fest- und Weichbestandteile des Körpers dafür geeignete Bedingungen schafft. Ueber das Ausmaß der Resonanzwirkung zwischen Stimmorgan und Rumpf läßt sich jedoch ein Urteil kaum abgeben. Allgemein wirkt mit Sicherheit der claviculäre Luftsack als Resonanzraum; auf seine Bedeutung für die Klangerzeugung war ausführlich eingegangen. Wieweit sich seine Raumweite und seine Wanddämpfung auf den Lautklang des Vogels auszuwirken vermag, bleibt fraglich. Bei *Psophia viridis* hat der claviculäre Luftraum eine besondere Vergrößerung erfahren, die sich auch in einer leichten ventralen Ausbeulung (im cranialen Abschnitt) des Sternums ausprägt. Die Dämpfung dieses Luftsacks wird offenbar durch die sehr starke Verengung der claviculären Brustöffnung erhöht. Zur Erzielung der für die Art kennzeichnenden Summlaute ist, nach den Beobachtungen am rufenden Vogel zu urteilen, offenbar auch die Aufblähung aller übrigen Luftsäcke notwendig (vgl. p. 458).

Einige Vogelformen besitzen besondere Resonanzräume, für die eigentümliche Vorrichtungen getroffen sind; ihnen kommt insbesondere für die Ausbildung besonderer Balzlaute eine Bedeutung zu. So sind bei einigen Formen craniale Fortsätze des cervicalen Luftsacks, die dem Stimmorgan anliegen, aufblähbar, beispielsweise beim Birkhahn (*Lyrurus tetrix*), wie eine Untersuchung an einem frischtoten Exemplar bestätigte. Bei *Dendragapus obscurus*, ♂, liegen

nach Stresemann (57) ähnliche Verhältnisse vor. Nach Beobachtungen an einem Hahn von *Argusianus argus* (Zool. Garten Berlin) treten offenbar auch bei dieser Art die cervicalen Luftsäcke als Resonatoren in Funktion. Der Ruf war ein sehr lautes und zugleich überraschend harmonisch empfundenes „â͡u“; gleichzeitig wurde die vordere Halsseite (einschließlich der unbefiederten Kehle) aufgebläht.

Sehr verbreitet ist auch die Anwendung eines aufblähbaren Oesophagus als Resonanzraum, über die Stresemann eine Zusammenfassung gegeben hat (57, p. 620). Auch beim Birkhahn ist der Oesophagus aufblähbar und zwar in zwei Abschnitten: Kropf und obere Schlundröhre, zwischen denen eine etwa zwei Finger breite Zone liegt, die sich bei Einblasen von Luft nicht ausweitet. Anscheinend sind also an der Ausbildung der Balzlaute des Birkhahns diese Abschnitte des Oesophagus ebenso beteiligt wie die cervicalen Luftsäcke, die den ganzen mittleren und oberen Hals, vor allem vorn, umlagern. Nach einer ebenfalls im Berliner Zool. Garten gewonnenen Beobachtung, die freilich noch einer morphologischen Bestätigung bedarf, liegen entsprechende Resonanzverhältnisse auch beim Riesenreiher (*Ardea goliath*) vor: Nach einigen Nestbautriebhandlungen erfolgte der Balzruf; zunächst ein helles und kurzes „ug“ oder „üg“; dabei war der Hals steil hochgestreckt, die Federn eng angelegt und gleichzeitig der Kehlbereich stark aufgebläht. Sodann, unmittelbar anschließend, senkte der Vogel seinen Vorderkörper tief herunter (Fersengelenke eingeknickt; Halshaltung schräg hoch nach vorn), blähte nun die ganze obere Halshälfte auf und ließ währenddessen einen Laut wie „rorrr“ hören, dem ein in drei Perioden vorgetragenes, klangvoll gurgelndes „rurrrr-rurrrr-rurrrr“ folgte. Für den Klangcharakter ist sowohl beim Argusfasan wie hier beim Riesenreiher in der — „behelfsmäßigen — Wiedergabe der Lautäußerungen in Buchstaben das „u“ kennzeichnend, das sich auch in den Lautklängen der vorgenannten Formen findet: das „Kullern“ des Birkhahns und ein langgestrecktes „up“ bei *Dendragapus* (nach Stresemann).

Es ist beachtenswert, daß alle Formen mit derartigen Resonanzräumen recht weichwandige, unverknöcherte Luftröhren haben, die eine leichte Uebertragung der Schwingungsenergie der trachealen Luftsäule auf die speziellen Resonanzräume ermöglicht. In einigen Fällen haben bestimmte Abschnitte der Trachea zu diesem Zweck eine besondere Ausbildung erfahren, so bei den Tauben, die auf der Dorsalseite der Trachea eine Verdünnung der Tracheawandung aufweisen. Bei der Turteltaube *Streptopelia capicola damarensis* ergab sich folgender Befund:

Wie bei allen Tauben ist die Trachea dorsoventral abgeplattet und liegt links am Halse; die Dorsalseite ist in ganzer Länge weichwandig ausgebildet gegenüber den festeren (leicht) verknöcherten Ventral- und Lateralseiten. Darüber hinaus sind im unteren Abschnitt der Luftröhre (6. bis 15. Trachealring) die Ringe dorsal stark reduziert und lassen zwischen sich nur eine feinhäutige Membran, die sie als schmale nachgiebige Knorpelspangen durchziehen. Die interannulären Membranen bilden so eine einheitliche „Membrana trachealis“ (Abb. 41). Diese ist von den umgebenden Ringen, die dorsolateral auffallend verstärkt sind, als festem Rahmen eingefaßt. Die tracheale Membran liegt dem Oesophagus unmittelbar an und zwar dessen unterem noch aufblähbaren Abschnitt zwischen Kropf und oesophagealem Sphinkter (der in Höhe des Eintritts der Bronchien in die Lungen gelegen ist). Eine entsprechende Trachealmembran beschreibt Maynard (*31*) für *Zenaida* und Wunderlich (*71*) für *Gallicolumba luzonica*; bei *Columba palumbus* und anderen Arten der gleichen Gattung erstreckt sich die Verdünnung der dorsalen Tracheawandung auf die unteren 30 Trachealringe; sie nimmt die ganze Breite der Rückseite ein, freilich ohne eine so augenfällige Umrahmung wie bei *Streptopelia*. Eine Funktion der trachealen Membran als selbständig wirkender (primärer) Schallgeber, wie man sie nach Maynards Beschreibung annehmen müßte, ist bei allen Formen mit Sicherheit auszuschließen.

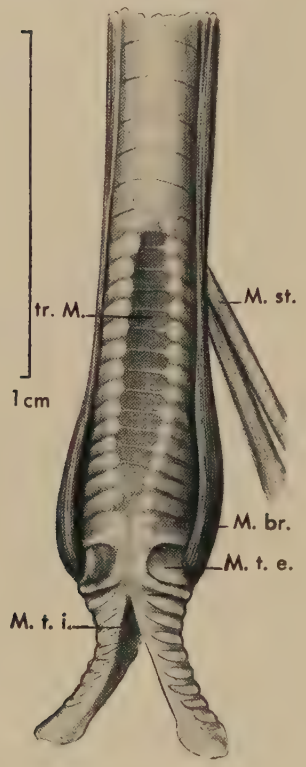

Abb. 41.
Streptopelia capicola damarensis ♂. Dorsalansicht des unteren Trachealabschnittes und der Bronchien; M. st. und M. br. = Musculus sternotrachealis und bronchotrachealis; M. t. i. und M. t. e. = innere und äußere Membrana tympaniformis; tr. M. = tracheale Membranfenster.

Ein besonderer Resonanzsack, der der Luftröhre anliegt, ist bei der Großtrappe *Otis tarda* entwickelt (Abb. s. Stresemann p. 622, nach Garrod). Gleiche akustische Bedeutung kommt offenbar auch der Aus-

bildung eines trachealen Blindsacks zu, wie sie Wetmore für *Oxyura jamaicensis* (s. *57* p. 622) und Pöppig (1848; *43* p. 211), Pycraft (1910; *45* p. 401) u. a. für *Dromaeus novaehollandiae* (♀) beschreiben (Abb. 42); bei dieser Art ist der Trachealsack bis zu Kindskopfgröße aufblähbar. Pycraft schreibt darüber: „. . . the front of the windpipe, near the middle of the neck presents a series of rings, which fail to meet in the middle line, leaving a long and fairly wide slit. Through this aperture the lining membrane of the tube emerges to form a large sac lying immediately beneath the skin and the sac can be inflated at

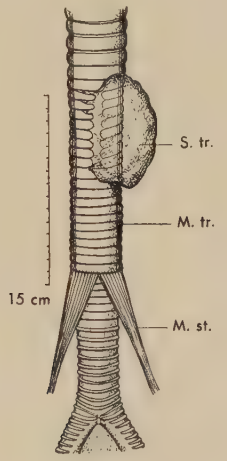

Abb. 42. *Dromaeus novaehollandiae* ♀. Aufblähbarer Trachealsack (S. tr.); M. tr. und M. st. = Musculus tracheolateralis und sternotrachealis. (Nach Teresa 1928; *60.*)

will. As the Emu makes a very remarkable booming or hollow drumming sound, such as might be made by beating on a large wooden tub or barrel. it is supposed that the sac ist the instrument for the production of the sound, but the Cassowary contrives to do so as much without any such aid. Possibly by acting as a resonator it helps to increase the volume of the sound. But we have no direct evidence that such is the case and the significance of this will appear presently."

In neuerer Zeit sind von Scharrer (*51*, p. 1250) Anschauungen Häckers (*23*, p. 63) neu aufgegriffen worden, nach denen derartige Resonanzräume ohne Mitwirkung der Syrinx als klangerzeugende Organe auftreten sollen. „Gar nicht selten sind schließlich bei den Vögeln Lautäußerungen, die nicht mit dem Stimmapparat hervorgebracht werden; so können Kehltaschen oder Kehlsäcke und schlauchartige Erweiterungen des Oesophagus, die mit Luft gefüllt werden, der Hervorbringung mannigfacher Laute dienen" (Scharrer). Für diese Auffassung fehlt

Jeder Nachweis; es wird übersehen, daß jede Klangerzeugung zunächst auf eine primäre Schallquelle zurückzuführen ist, für die in den genannten Fällen allein die Syrinx in Frage kommt. Nach Häcker (*23*) wird auch der bekannte Paarungsruf der Rohrdommel „nicht durch den beinahe funktionslos gewordenen Syrinx erzeugt, sondern durch den mit Luft vollgespannten Oesophagus. Ein komplizierter oesophagealer Stimmuskelapparat und verschiedene, teilweise muskulöse Ventile, welche das ganze Organ unten und oben abschliessen, sind bei dem Verschlucken und Ausstoßen der Luft wirksam". Diese Angaben gehen allem Anschein nach auf die ausführlichen Untersuchungen über das Stimmorgan der amerikanischen Rohrdommel (*Botaurus lentiginosus*) durch Maynard (1890; *30*, ebenso 1928; *31*, p. 333) zurück, die auch in den Neuen Naumann (*38*, p. 265) übernommen sind. Ueber die akustischen Vorgänge der Klangerzeugung gibt Maynard keinen Nachweis. Das Vorhandensein breiter Membranae tympaniformes internae, die (nach Maynard) bei jüngeren Vögeln sehr fein und dünn ausgebildet sind, bei älteren dagegen eine gröbere Membranstruktur aufweisen, läßt mit großer Sicherheit darauf schließen, daß auch bei den Rohrdommeln die Klangerzeugung auf die syringealen Membranen zurückzuführen ist, und daß der aufblähbare Oesophagus (als Resonanzraum) allein für den besonderen akustischen Charakter vor allem der Balzlaute Bedeutung hat. Leider stand mir selbst bisher kein frisches Untersuchungsobjekt zur Verfügung. Eine Bearbeitung hätte also zunächst auf die Klangerzeugungsmöglichkeiten ihr Augenmerk zu richten. (Vgl. hierzu auch Torry 1890 (*60a*) und Chapin 1922 (*8*)).

Es sei hier abschließend erwähnt, daß die Knochenblasen und Labyrinthe der Anatiden (s. p. 64) sich hinsichtlich ihrer akustischen Wirkungsweise den besprochenen Resonanzräumen (Cervicalluftsäcke, Oesophagus und tracheale Aussackungen) nicht an die Seite stellen lassen. Die relativ geringe Dämpfung vor allem der Knochenblasen läßt annehmen, daß spezielle Kopplungserscheinungen vorliegen. Gegen die von Stresemann (*57*) u. a. vorgebrachte Auffassung, daß die Bullae osseae als Resonatoren (im Helmholtzschen Sinne) wirken, hat sich in neuerer Zeit Teresa (*60*) ausgesprochen.

F. Methodische Anleitung für eine gennemische Phonetik der Vogelstimme.

Die Unvollkommenheit unserer Kenntnisse von der Klangformung beim Vogel, von der Ausbildung der akustisch so verschiedenartigen Lautklänge drängt dazu, als zusätzliche Untersuchungsmethode die

Methode der objektiven graphischen Darstellung der Klänge zu Hilfe zu nehmen; sie bietet sich uns in den heute gut entwickelten elektrischen Methoden zur Klanganalyse, über die auch zusammenfassende Arbeiten bereits vorliegen (u. a. Sulze 1931 (58) und Trendelenburg 1930 (63)). Die auf Grund dieser Methoden gewonnenen Klangkurven (Oszillogramme) lassen zunächst eine objektive Beurteilung der Tonhöhenbewegung und der Schallintensität eines Klanges zu. Die Möglichkeit einer Darstellung auch der Obertonverhältnisse (Klangfarbe) ist durch die harmonische Analyse nach Fourier gegeben. Durch diese Methode wird eine Klangkurve in die Kurven ihrer Teiltöne zerlegt, deren Frequenz und Amplitude dann zahlenmäßig erfaßbar sind. Das Ergebnis einer solchen Klanganalyse zeigt also, welche harmonischen Obertöne im Klang enthalten sind und wie sich deren Amplituden zueinander und zu der des Grundtones verhalten. Hierzu sei besonders auf die Arbeiten von Budde (6) und Sulze (58) verwiesen.

Insbesondere eröffnet diese Methode auch die Möglichkeit, die Vogellaute selbst auf ihre akustischen Eigenschaften hin zu untersuchen, also die Schwankungen ihrer Tonhöhe, Klangfarbe, Schallstärke und Lautdauer zu analysieren und zur Stimmphysiologie (und -psychologie) des Vogels in Beziehung zu setzen. Ich habe bereits im Abschnitt „Syrinx als doppelter Klangapparat“ (p. 489) auf die Notwendigkeit der Anwendung solcher exakten Untersuchungsmethoden hingewiesen, die bis heute auf unserm Gebiet gänzlich fehlen; obwohl die Klanganalyse einen gewissen Aufwand an Zeit und Mühe erfordert, und auch das Klangaufnahmeverfahren umfangreichere Apparaturen voraussetzt, bietet diese Untersuchungsmethode doch in Hinsicht auf die in dieser Arbeit entwickelte Fragestellung eine so erfolgversprechende Aussicht, daß ihre Einbeziehung in die phonetische Bearbeitung der Vogelstimme sehr wünschenswert erscheint. Entsprechende Arbeiten hätten sich die Untersuchung der Laute und Lautklänge einzelner Arten als Ziel zu setzen, wie ich das auch für die genetisch-phonetische Behandlung der Vogelstimme wiederholt betont habe.

Untersuchungen wie die von Hunt („The Phonetics of Bird-Sound“; 27) und Saunders (48 und 48 *a*), die die Vogellaute mit den menschlichen Sprachlauten vergleichend in Beziehung setzen (Streitfrage: „Bird-sounds human-like or not human-like?“) zeigen nur, wie weit alle subjektiven Betrachtungsweisen den Weg zu den eigentlichen Problemen verbauen. Unter ähnlichen Gesichtspunkten hat auch Bastian Schmid (53 und 54) Untersuchungen über die Vogellaute begonnen. Der

Versuchs Schmids, sich die oszillographische Darstellungsmethode zunutze zu machen, ist jedoch nicht nur in technischer Hinsicht mißlungen; auch die Gesichtspunkte, nach denen die Auswertung der Kurven erfolgte, sind für eine Phonetik der Vogelstimme ohne Wert. Eine (Rußtrommel-) Frequenzkurve hätte die von Schmid zur Anschauung gebrachten Schwingungserscheinungen in den Lautklängen von Haushahn und Katze besser wiedergegeben als die unter erheblichem Aufwand angefertigten Oszillogramme; jeder Hinweis auf die eigentlichen Möglichkeiten, die ein Oszillogramm in phonetischer Hinsicht bietet, fehlt. Allein aus dem Eindruck eines (rohen) Oszillogramms auf eine „Zweistimmigkeit" im Lautklang der Katze zu schließen (vgl. p. 490), ist sowohl in akustischer wie in stimmphysiologischer Hinsicht unhaltbar. — Die Angaben Schmids sind inzwischen auch in andere Literatur übergegangen; da sie den Fragenbereich der hier vorliegenden Arbeit aufs engste berühren, sind die Hinweise auf ihre Unzulänglichkeit hier notwendig.

Es soll im folgenden eine kurze Anleitung gegeben werden, in welcher Weise eine Klanganalyse beim Vogel angestellt und ausgewertet werden kann. Als Untersuchungsgegenstand habe ich die auf p. 500 ff. geschilderten Kranichklänge gewählt: zunächst ein lauter, rein und hell empfundener Klang und sodann bei etwas verminderter Anblasestärke ein noch lauteres, jedoch nun rauh und als Schmettern empfundenes Klanggebilde. Beide Klänge waren typisch für den akustischen Charakter der im Lautschatz des Kranichs auftretenden Lautklänge. Ich erwähne hier, daß zur Kennzeichnung der Druckdifferenzen beim Anblasen des „reinen" und des Schmetterklanges Druckmessungen nicht vorgenommen worden sind; es mag die Angabe genügen, daß die Verminderung des Luftaufwands während des Anblasens (mit dem Munde) lediglich auf ein allmähliches, mehr oder weniger ungewolltes, geringes Nachlassen der Ausatmungsstärke zurückgeht.

Die Klänge wurden auf Gelatineplatten aufgenommen und später mittels einer oszillographischen Aufnahmeapparatur (von Siemens) des K.-W.-Instituts in Buch (vgl. Zwirner 28, p. 712 ff.) in den hier wiedergegebenen Teilausschnitten photographisch fixiert (Abb. 43 u. 44). Die Aufnahmen übernahm freundlicherweise Herr Dipl. Ing. Tönnies (Berlin-Buch), wofür ich auch hier meinen Dank aussprechen möchte. Abbildung 43 (Oszillogramm I) stellt den „rein" und einheitlich empfundenen Kranich-Klang dar. Abb. 44 (Oszillogramm II) zeigt den Schmetterklang. Auf den ersten Blick scheint die Kurve des Oszillogramms II in ihrem Aufbau verwickelter zu sein als die des ersten. Irgend eine

Angabe über die Klangzusammensetzung selbst läßt das Kurvenbild jedoch noch nicht zu Allein die rechnerische Analyse führt hier zu einem brauchbaren Ergebnis. Außer der bereits erwähnten harmonischen Analyse stellt auch die Integralanalyse (ebenfalls nach FOURIER) ein Verfahren zur Klanguntersuchung dar; gegenüber dem Verfahren der harmonischen Analyse hat sie den Vorzug, daß sie sämtliche Teiltöne

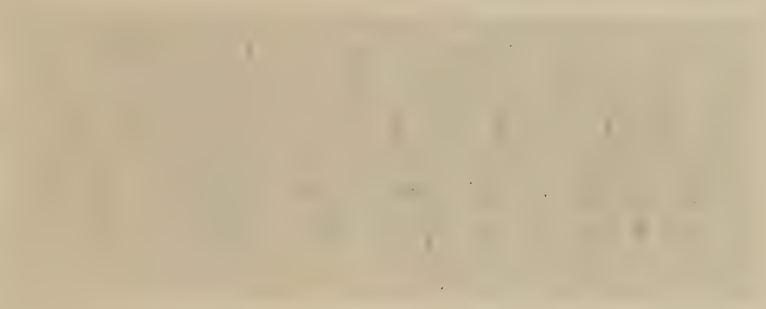

Abb. 43. Oszillogramm I: Papiergeschwindigkeit: 10700 mm/sec.
Periode der Grundschwingung: $f_1 = 14$ mm.

$$f_1 = \frac{10700}{14} = 765 \text{ Hertz.}$$

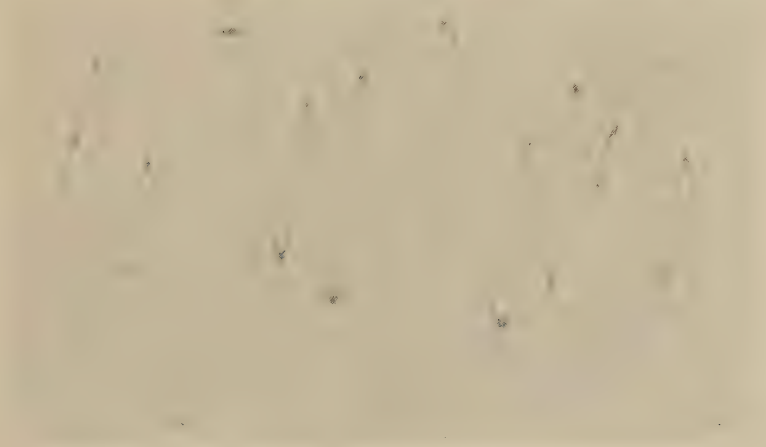

Abb. 44: Oszillogramm II: Papiergeschwindigkeit: 10700 mm/sec.
Periode der Grundschwingung: $f_1 = 73$ mm.

$$f_1 = \frac{10700}{73} = 147 \text{ Hertz.}$$

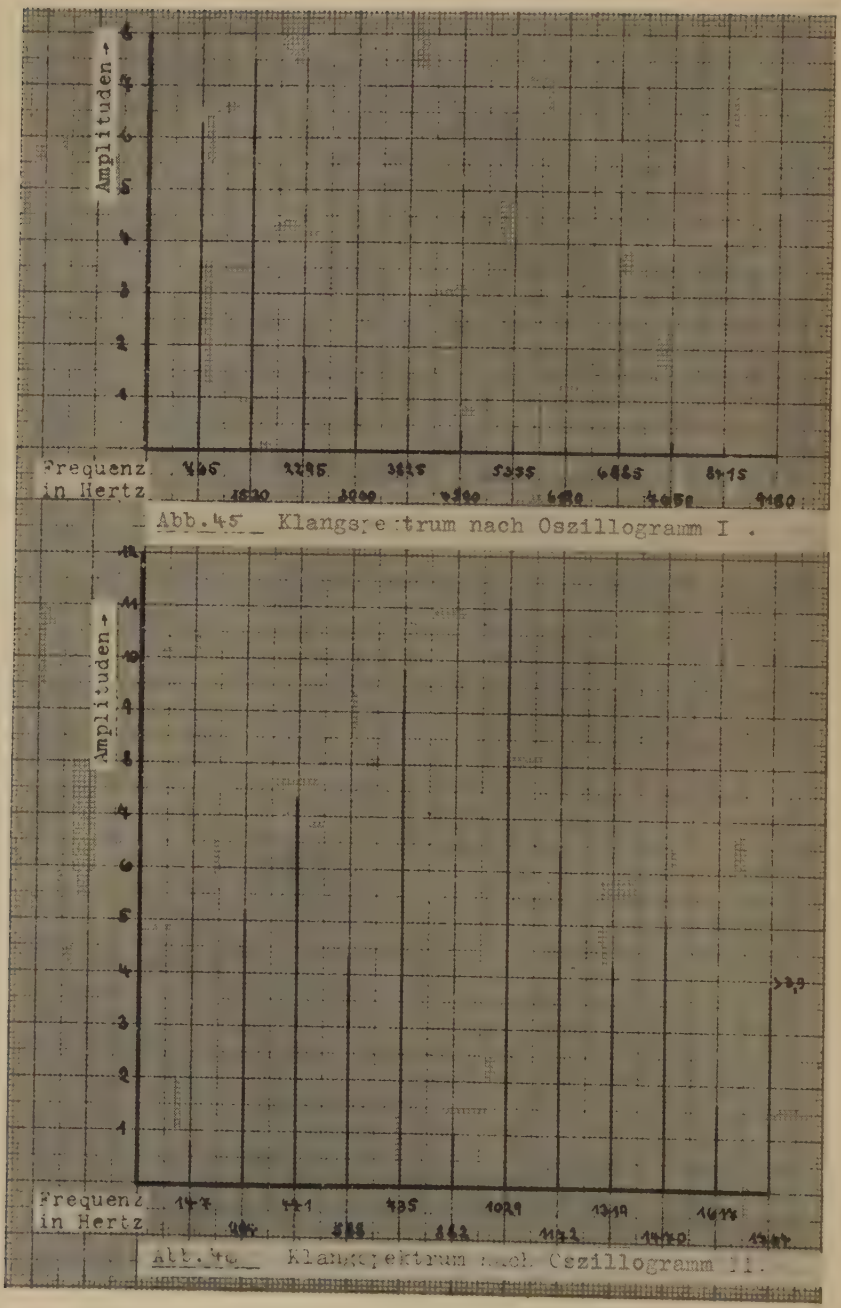

Abb. 45. Amplitudenwerte: 6,3 7,5 1,76 1,2 0,63 0,4 0,2 0,1 0,28 0,22 0,14.
Abb. 46. Amplitudenwerte: 0,8 5,2 7,35 4,35 9.8 1 11,2 6.4 4,2 5,1 1,65 >3,9.

erfaßt; sie ist notwendigerweise dort anzuwenden, wo es sich um die genaue Feststellung bestimmter Teilfrequenzen handelt. Für eine Beurteilung des Aufbaues von Klangkurven genügt jedoch im allgemeinen schon die harmonische Analyse; sie ist rechnerisch ungleich einfacher und und wird in der modernen Sprachforschung heute fast ausschließlich angewandt.

Für die in den Oszillogrammen dargestellten Kranichklänge ergab die harmonische Analyse, für deren rechnerische Durchführung ich Herrn Dipl.-Ing. Freyer (Berlin-Siemensstadt) besonderen Dank schulde, die in den Abbildungen 45 und 46 wiedergegebenen Klangspektren. Auf der Abszisse sind die Frequenzen von Grundton und Obertönen aufgetragen, als Ordinaten jeweils die Amplituden der einzelnen Schwingungen. In der Verteilung der Obertöne und deren Amplituden tritt der besondere akustischer Aufbau beider Klänge, der den verschiedenen empfindungsmäßigen Eindruck hervorruft, klar hervor. Während das Oszillogramm II in der 7. bis 10. Oberschwingung noch große Amplituden zeigt, fallen in dem als „rein" empfundenen Lautklang (Oszillogramm I) nur der zweite und dritte Oberton (neben dem Grundton) ins Gewicht. Es sei hier betont, daß ja der Klang II mit größerer Schallintensität bei (leicht) vermindertem Anblasedruck zustande kam (p. 108); wie auch für den auf p. 114 geschilderten ähnlichen Klangübergang bereits geltend gemacht wurde, beruht dieser nicht nur im Empfindungseindruck so auffällige Wechsel im Klangcharakter offenbar auf einer Aenderung der Kopplungsbeziehungen zwischen syringealem und trachealem System, die durch eine geringfügige Abweichung in den Schwingungsbedingungen eines der Teilsysteme ausgelöst werden kann. — Inwieweit neben den harmonischen Obertönen in den Kranichklängen auch bestimmte unharmonische Teiltöne auftreten, ist, wie schon gesagt, an Hand der harmonischen Analyse nicht feststellbar.

Zusammenfassung.

Die Klangerzeugung im Stimmorgan der Vögel geht auf die primären Schwingungen der syringealen Membranen zurück. Physiologisch ist dieser Schwingungsvorgang durch die Lage der Syrinx im Saccus clavicularis bedingt: der auf die Syrinx einwirkende Luftdruck des Luftsacks bewirkt eine Spannung der Membranen, die bei Luftdurchtritt durch die Syrinx in Schwingungen versetzt werden. In akustischer Hinsicht sind die schwingenden Strukturen der Vogelsyrinx als „Membranen mit aufgezwungener Schwingungselastizität" zu bezeichnen, deren

besonderer Schwingungsvorgang auf das Prinzip der Klangerzeugung in Zungenpfeifen zurückgeht.

Als Normalform ist das Stimmorgan der Silbermöwe zugrunde gelegt; von dieser Grundform ausgehend ist eine morphologisch-funktionelle Entwicklungsreihe syringealer Membranen an *Grus*, *Anser*, *Gallus* und *Cygnus* gezeigt (Syrinx tracheobronchialis); *Lepidocolaptes* (Syrinx trachealis) und *Podiceps* (Syrinx bronchopulmonalis als Extremfall einer Syrinx bronchialis) zeigen weitere kennzeichnende Möglichkeiten der Syrinxdifferenzierung. Die syringealen Knochenblasen und Labyrinthe vieler Entenvögel nehmen in stimmphysiologischer Hinsicht eine isolierte Stellung ein.

Auch der Larynx kann als selbständig wirkender Schallgeber auftreten; das hier zugrunde liegende akustische Prinzip ist das der Spalt- und Schneidentöne; es steht dem Zungenpfeifenprinzip fern.

Die Klangerscheinungen im Stimmorgan der Vögel stellen ein System gekoppelter akustischer Schwingungen dar; für die Umformung der in der Syrinx erzeugten Klänge und damit für die Ausbildung der artkennzeichnenden Lautklänge sind diese besonderen akustischen Erscheinungen von maßgebendster Bedeutung. Es ist der Versuch gemacht, den akustischen Wert der einzelnen mitschwingenden und kopplungsfähigen Räume des Vogelkörpers darzustellen und die klangliche Auswirkung einzelner Teilsysteme auf das Zustandekommen besonderer Lautklänge nachzuweisen.

In der Normalform der Vogelsyrinx und in zahlreichen differenzierten Formen sind bereits beide Syrinxhälften als akustische Eigensysteme aufzufassen. Das für die Klangformung wichtigste Teilsystem ist das Trachealrohr, dessen Länge, Weite und Dämpfung die Tonhöhe, Klangfarbe und Schallintensität des Lautklanges beeinflussen. An einem Haushahn wird die durch schrittweise Verkürzung der Trachea erzielte Frequenzabänderung gemessen; ebenso an einem Kranich, in dessen Trachealrohr sich die Kopplungsbeziehungen zwischen „schwingender Zunge“ und „Ansatzrohr“ an Hand ausgeprägter Resonanzperioden (Tonsprünge) in besonders augenfälliger Form nachweisen lassen. An einem Modellversuch mit (stark gedämpften) Ansatzrohren verschiedener Länge zeigt sich die starke Abhängigkeit aller Kopplungserscheinungen von den Dämpfungsverhältnissen. Von den zahlreichen Tracheaformen mit extensiver Länge erfährt die der Gattung *Phonygamus* eingehendere Berücksichtigung.

Die allgemeine Form einer Vogeltrachea ist die einer trichterförmigen Erweiterung zum Larynx hin; ihre akustische Bedeutung wird

auf Grund der vorliegenden physikalischen Erfahrungen kurz behandelt. Von akustischem Einfluß ist auch die Abdeckelung des Trachealrohres durch den Larynx; die hierdurch erzielte Tonhöhenabänderung wird durch Versuche am Vogel belegt und mit den Ergebnissen der Akustik in Beziehung gebracht.

Ueber die zahlreich vertretenen anormalen Querschnittsänderungen der Trachea wird eine morphologische Uebersicht und für weitere Einzelbearbeitungen ihrer klangabändernden Wirkung eine akustische Grundlage gegeben. Einer ausführlichen Behandlung ist das Stimmorgan des Birkhahns unterzogen, dessen unterer Trachealabschnitt erweitert und von einem elastischen Gewebspolster (als Dämpfungsvorrichtung) umlagert ist.

Auch die normalen Längen und Weiten der Bronchialrohre mancher Vögel werden hinsichtlich ihrer akustischen Bedeutung als Teilsystem im Stimmorgan der Vögel untersucht; ebenso der Rachenmundraum, dem (wie beim Menschen) eine Funktion als Resonator zukommt; die Lautartikulierung beim Vogel beschränkt sich jedoch auf Vorgänge in der Syrinx.

Für die Abänderung der in der Syrinx erzeugten Klänge sind bei zahlreichen Vogelformen besondere Resonanzräume geschaffen; vielfach treten die cervicalen Luftsäcke als solche auf; in anderen Fällen ist die Schlundröhre aufblähbar. (Bei den Tauben ist die Schwingungsübertragung zwischen trachealer Luftsäule und oesophagealem Resonanzraum durch eine vielfach membranartige Verdünnung der dorsalen Tracheawand begünstigt.) Ferner können auch besondere Trachealsäcke entwickelt sein. In allen Fällen sind die durch derartige relativ großräumige und starke gedämpfte Resonatoren erzielten Klänge durch mehr oder weniger dumpfe „u"-ähnliche Laute gekennzeichnet. Die Klangerzeugung selbst geht jedoch immer auf primäre Schwingungen im syringealen Teilsystem zurück.

Sowohl das physiologische wie vor allem das akustische Zusammenwirken aller Einzelsysteme im Vogelstimmorgan bleibt in eingehenden Einzelbearbeitungen zu untersuchen. Als methodische Anleitung für weitere Arbeiten wird abschließend eine klanganalytische Untersuchung zweier an einem (frischtoten) Kranich erzeugten Klänge durchgeführt.

Literaturverzeichnis.

1. Auerbach, F. Akustik. Handbuch der Physik von A. Winkelmann, Bd. 2, Leipzig 1909.
2. Beddard, F. E. The structure and classification of birds. London 1898.
3. — On the structure of Psophia. Proc. Zool. Soc. London. 1890 (p. 329).

4. Beebe, W. The variegated Tinamou (*Crypturus variegatus* (Gmelin)). Zoologica N. Y. Zoolog. Soc. Bd. 6, 1925 (p. 195).
5. Brehm, A. E. Brehms Tierleben. 4. Aufl. Bd. VII 2. Leipzig 1921.
6. Budde, E. Mathematisches zur Phonetik. Abderhalden's Handb. biolog. Arbeitsmeth. Abtlg. 5, Teil 7, 1. Hälfte, Berlin 1930 (p. 197).
7. Cermak, P. Ueber die Töne von Pfeifen mit Querschnittsänderungen. Ann. f. Physik Bd. 53, 1917 (p. 49).
8. Chapin, J. P. The function of the oesophagus in the Bittern's booming. The Auk, Bd. 39, 1922 (p. 196—202).
9. Cuvier, G. Mémoire sur le larynx inférieur des oiseaux. Magazin encycl. ou Journal des sciences, T. II, 5 (p. 330) 1795; übersetzt in: Reils Archiv f. Physiologie, Bd. 5, 1802 (p. 67—96).
10. — Mémoire sur les instruments de la voix des oiseaux. Journal de Physique, de Chimie etc. 1800 (p. 426—451).
11. — Vorlesungen über vergleichende Anatomie, 4. Teil, 1805. Uebersetzt von Meckel. Leipzig 1810 (p. 299).
12. Denker, A. Das Gehörorgan und die Sprechwerkzeuge der Papageien. Wiesbaden 1907 (p. 39).
13. Deditius, K. Beiträge zur Akustik des Stimmorgans der Sperlingsvögel. Journ. f. Ornith. 1902 (p. 101).
14. Du Verney. Histoire de l'Académie des Sciences 1686—1699. T. II. Paris 1733 (p. 4).
15. Ewald, J. R. Ueber den Einfluß der Länge des Windrohrs auf die Tonstärke und Tonhöhe einer Zungenpfeife. Ann. f. Physik, Bd. 45, 1914 (p. 1209).
16. Forbes, W. A. On the convoluted trachea of two species of Manucode. Proc. Zool. Soc. London, 1882 (p. 347).
17. Geiger, H. und Scheel, K. Handbuch der Physik, Bd. 8 (Akustik). Berlin 1927.
18. Giesswein, M. Ueber die „Resonanz" der Mundhöhle und der Nasenräume. Berlin 1911.
19. Girardi, M. Organi della respirazione degli uccelli. Memorie di matem. et fisica della soc. ital.; Verona 1784, Bd. II, (p. 732—748).
20. Gröbbels, F. Die Vogelstimme und ihre Probleme. Biol. Zentralblatt 45, 1925 (p. 231—252).
21. Grützner, P. Physiologie der Stimme und Sprache. Hermann's Handbuch der Physiologie I, 2, Leipzig 1879 (p. 144).
22. Gutzmann, H. Physiologie der Stimme und Sprache. Braunschweig 1928.
23. Häcker, V. Der Gesang der Vögel. Jena 1900.
24. Heinroth, O. und M. Die Vögel Mitteleuropas. Berlin 1924—28.
25. Helmholtz, H. von. Die Lehre von den Tonempfindungen. 4. Ausg., Braunschweig 1877.
26. Herissaut. Untersuchungen über die Stimmwerkzeuge der Vierfüßer und der Vögel. Frorieps Bibliothek f. d. vergl. Anatomie, Bd. 1, Weimar 1802 (p. 465); aus: Mém. de l'Academie des Sciences, Paris 1756.
27. Hunt, R. The Phonetics of Bird-sound. The Condor, Bd. 25, 1923 (p. 203—208).
28. Ketterer, K. und Zwirner, E. Psychologisch-phonetischer Beitrag zum Problem der Aphasie. Journ. f. Psychol. u. Neurol. Bd. 44, 1932 (p. 712: E. Zwirner).

29. Lesson, R.-P. et Garnot. Voyage autour du monde de la Coquille (1822—25), Zoologie Bd. I 2; Paris 1828.
30. Maynard, Ch. J. Das Brüllen der amerikanischen Rohrdommel (*Botaurus lentiginosus* Steph.). Ornith. Monatsschr. Bd. 15, 1890 (p. 242—254).
31. — Vocal organs of talking birds and some other species. East Newton (Mass.) 1928.
32. Müller, Joh. Handbuch d. Physiologie des Menschen, Bd. II 1. Koblenz 1837.
33. — Anatomische Bemerkungen über den Quacharo (*Steatornis caripensis*). Müllers Archiv 1842 (p. 7).
34. — Ueber die bisher unbekannten typischen Verschiedenheiten der Stimmorgane der Passerinen. Abhandl. K. Akad. d. Wissenschaften; Berlin 1847.
35. Müller-Pouillet. Lehrbuch der Physik. 11. Aufl. Bd. I 1 (Mechanik punktförmiger Massen), Bd. I 3 (Akustik); Braunschweig 1929.
36. Myers, J. A. Studies of the syrinx of *Gallus domesticus*. Journal of Morphol. Bd. 29, 1917 (p. 165—201).
37. Nagel, W. Physiologie der Stimmwerkzeuge. Nagels Handbuch d. Physiol. d. Menschen, Bd. IV 2. Braunschweig 1905 (p. 691),
38. Naumann-Hennicke. Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. Bd. 6, Gera 1897.
39. North, A. J. Nests and eggs of birds. Bd. 1, Sydney 1904 (p. 33).
40. Panconcelli-Calzia, G. Experimentelle Phonetik. Berlin 1921.
41. Pavesi, P. Studi anatomici sopra alcune uccelli. Annali Museo Civico Storia Nat. Genova. Bd. 9, 1876 (p. 66).
42. Phillips, J. C. A natural history of the ducks. Bd. 2, London 1924.
43. Pöppig, E. Illustrierte Naturgeschichte des Tierreichs, Bd. 2, Leipzig 1848 (p. 211, *Dromaeus*; p. 220, *Psophia*).
44. Portielje, A. E. J. Zur Ethologie bezw. Psychologie der Silbermöwe (*Larus a. argentatus* Pont.). Ardea Bd. 17, 1928 (p. 112—149).
45. Pycraft, W. P. A History of Birds. London 1910.
46. Réthi, L. Untersuchungen über die Stimme der Vögel. Sitzungs.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Abt. III, math.-nat. Cl., Bd. 117, 1908 (p. 93—109).
47. Salvadori, T. Ornitologia della Papuasia e delle Molucche. Bd. 2, Torino 1881 (p. 514).
48. Saunders, A. A. The study of bird sounds. The Condor. Bd. 26, 1924 (p. 209—213).
48 a. — Bird song. New York State Museum Handbook Bd. 7, Albany 1929.
49. Savart, F. Note sur la voix des oiseaux. Ann. de Phys. et de Chim. Bd. 24, 1823 (p. 56); übersetzt in Frorieps Notizen Bd. 16, 1826.
50. — Mémoire sur la voix des oiseaux. Ann. de Phys. et de Chim. Bd. 32, 1826 (p. 5 und 113).
51. Scharrer, E. Stimm- und Musikapparate bei Tieren und ihre Funktionsweise. Handbuch der normalen u. pathol. Physiologie (von: Bethe, v. Bergmann, Embden, Ellinger), Bd. XV, 2; Berlin 1931 (p. 1223—1254).
52. Schiöler, E. L. Danmarks Fugle. Bd. 1 u. 2, Kopenhagen 1925—1926.
53. Schmid, B. Sichtbarmachung tierischer Laute. Biol. Zentralbl. Bd. 48, 1928 (p. 513).
54. — Aus der Welt des Tieres. Berlin 1930.
55. Schneider, J. G. Physiologische und literarische Bemerkungen aus der Naturgeschichte der einheimischen Vögel. Leipziger Magaz. z. Nat. u. Oekon. 1786/1787.

56. Skramlik, E. von. Physiologie des Kehlkopfs. Denker-Kahler, Handb. d. Hals-, u. Ohrenheilk. Bd. 1, Berlin 1925 (p. 554).
57. Stresemann, E. Aves. Kükenthal-Krumbach, Handb. d. Zoologie, Bd. VII 2, Berlin 1927 ff.
58. Sulze, W. Die physikalische Analyse der Stimm- und Sprachlaute. Handb. d. norm. u. pathol. Physiol. (von: Bethe, v. Bergmanb, Embden, Ellinger), Bd. XV, 2, Berlin 1931 (p. 1387).
59. Taylor, H. O. Physical Review (2), Bd. 2 1913 (p. 270). Refericrt s. *17*, (p. 258).
60. Teresa, S. J. Zur Kenntnis des Aufbaus des Stimmapparats der Vögel. Arb. aus d. Zoolog. Forschungsinstitut Moskau. Bd. 4, 1930 (Russisch, mit deutscher Zusammenfassung).
60a. Torrey, B. Das Brüllen der amerikanischen Rohrdommel (*Botaurus lentiginosus* Steph.). Ornith. Monatsschr. Bd. 15, 1890 (p. 62—73).
61. Trail, T. S. Observations on *Psophia crepitans*. Mem. Wernerian Nat. Hist. Soc. Edinburg 1826, Bd. V 2. Jahrg. 1824/25 (p. 523).
62. Trendelenburg, F. Physik der Sprachlaute. (Geiger und Scheel, Handb. d. Physik, s. *17* (p. 450).
63. — Elektrische Methoden zur Klanganalyse. Abderhalden's Handb. biol. Arbeitsmeth. Abt. 5, T. 7, 1. Hälfte, Berlin 1930 (p. 787).
64. Tschudi, J. von. Vergleichende anatomische Beobachtungen. Müllers Archiv 1843 (p. 473).
65. Tymms, A. O. V. The syrinx of the common fowl. Proc. Royal Soc. Victoria, Bd. XXV, 2 1913 (p. 286).
66. Vogel, H. Die Zungenpfeife als gekoppeltes System. Ann. d. Physik (4) Bd. 62, 1920 (p. 247—282).
67. Vogel, H. und Wien, M. Zungenpfeife und Röhrensender. Ann. d. Physik (4), Bd. 62, 1920 (p. 649).
68. Watson, M. The voyage of H. M. S. Challenger; Zool. Bd. VII: Report on the anatomy of the Spheniscidae. London 1883.
69. Weber, W. Versuche mit Zungenpfeifen. Ann. d. Physik Bd. 16, 1829 (p. 193 u. 415), Bd. 17 1829 (p. 193).
70. Weiss, O. Stimmapparat des Menschen. Handb. d. norm. u. pathol. Physiol. (von: Bethe, v. Bergmann, Embden, Ellinger) Bd. 15 2, Berlin 1931, (p. 1301).
71. Wunderlich, L. Beiträge zur vergleichenden Anatomie des unteren Kehlkopfes der Vögel. Nova Acta K. Leopold.-Carol. Akad. d. Naturf. Bd. 48. Halle 1884.
72. Yarrell, W. On the trachea of birds. Transactions Linnean Soc. London, Bd. 15, 1827 (p. 378—391; T. 15).
73. — On the organs of voice in birds. Transactions Linnean Soc. London, Bd. 16, 1833 (p. 305—321).
74. Zwirner, E. Phonetische Tonhöhenbezifferung. Archiv. néerland. de phonet. exper. 1933.

Lebenslauf.

Ich, Werner Georg Friedrich Leopold Rüppell, wurde geboren am 25. Februar 1908 in Kirchlinteln, Kreis Verden a. d. Aller (Hannover); meine Eltern waren der Pastor und Superintendent Carl Rüppell und dessen Ehefrau Anna Rüppell, geb. Müller. Nach dem Besuch der Volksschule in Pattensen i. Lbg. wurde ich zu Ostern 1917 in das Johanneum zu Lüneburg aufgenommen, dessen Realgymnasium ich Ostern 1928 mit dem Zeugnis der Reife verließ, um mich dem Studium der Naturwissenschaften zuzuwenden. Nach einem ersten Semester an der Universität Hamburg und zwei weiteren an der Universität Freiburg i. Br. war ich vom W. S. 1929/30 bis zum W. S. 1932/33 an der Universität Berlin immatrikuliert. In den vier ersten Semestern waren meine Studienfächer Botanik, Zoologie, Geographie und Chemie; später beschränkte ich mich auf Zoologie, Geologie und Philosophie. — In den Herbstferien 1928 arbeitete ich als Werkstudent auf Zeche Minister Stein bei Dortmund. Im S. S. 1930 war ich vom Studium beurlaubt und an der Vogelwarte Rossitten der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft tätig, wo ich auch in den Herbstferien 1929 und 1931 aushilfsweise gearbeitet habe. — Meine akademischen Lehrer waren in Hamburg die Herren Lohmann, Passarge, Rabe und Winkler, in Freiburg die Herren Hassinger, Huber, Oltmanns, Schrepfer, Spemann und Staudinger und in Berlin die Herren Deegener, Herter, R. Hesse, Köhler, Kolkwitz, Kniep, H. Maier, Marcus, Quenstedt, Solger, Stille und Zimmer.

Druck von Otto Dornblüth Nachf. in Bernburg.